

Marcel Bournérias
Christian Bock

Le génie des végétaux

Des conquérants fragiles



BIBLIOTHÈQUE SCIENTIFIQUE

Le génie des végétaux

Des conquérants fragiles

Marcel Bournérias

et

Christian Bock

Préface de

Aline Raynal-Roques

BELIN • POUR LA SCIENCE

8, rue Férou - 75278 Paris cedex 06
www.editions-belin.com - www.pourlascience.com

La botanique aux éditions Belin-Pour la Science

- AESCHIMANN D. *et al.*, *Flora Alpina*, 3 tomes, 2004.
- ARVY M.-P. et GALLOUIN F., *Épices, aromates et condiments*, 2003.
- BELLONE R., *Orchidées, guide de l'amateur*, 2004.
- BERTAUX P., *Lycastes & Anguloa, des orchidées hors du commun*, 2004.
- BONNIER G. et DOUIN R., *La Grande Flore en couleurs*, 5 tomes, 1990.
- BONNIER G. et LAYENS G. de, *Flore complète portative de la France, de la Suisse et de la Belgique*, 1986.
- BONNIER G. et LAYENS G. de, *Nouvelle Flore de la région parisienne*, 1986.
- BOUDRIE M. et PRELLI R., *Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*, 2001.
- BOURNÉRIAS M., ARNAL G. et BOCK C., *Les groupements végétaux de la région parisienne*, 2001.
- CARDON D., *Le Monde des teintures naturelles*, 2003.
- DUCREUX G., *Introduction à la botanique*, coll. Belin Sup Sciences, 2^e édition, 2004.
- FRÖHRING P.-L., *Guide de l'amateur de cactus*, 1998.
- HOUDOU G., *Guide des champignons milieu par milieu*, 2002.
- KING J., *Le monde fabuleux des plantes*, 2004.
- KLEMAN C., *La reproduction des angiospermes*, 2001.
- LAUBER K. et WAGNER G., *Flora Helvetica. Flora illustrée de Suisse*, 2000.
- LECOINTRE G. et LE GUYADER H., *Classification phylogénétique du vivant*, 3^e édition, 2006.
- MASCLEF A., *Atlas des plantes de France*, 2 vol., 1987.
- PUIG H., *La forêt tropicale humide*, Belin, 2001.
- RAYNAL-ROQUES A., *La botanique redécouverte*, 1994.
- SPERANZA A. et CALZONI G. L., *Atlas de la structure des plantes*, Belin, 2005.
- *De la graine à la plante* (collectif), 2001.
- *Guide des Jardins botaniques de France et des pays francophones* (collectif), 2000.
- *Linné, classer la nature*, Les Génies de la Science, Pour la Science n° 26, fév-mai 2006.

Consultez ces ouvrages et nos autres titres sur nos sites Internet :

www.editions-belin.com

www.pourlascience.com

Couverture : © Muriel Hazan/Bios. Akène à parachute d'une Scabieuse (x 15). Le génie végétal offre à cette plante de terrains secs de multiples opportunités : ses innombrables diaspores, certaines accrochées à la toison d'animaux, d'autres dispersées par le vent ou les pluies d'orage, trouveront (ou non...) un site d'accueil.

Le code de la propriété intellectuelle n'autorise que « les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » [article L. 122-5] ; il autorise également les courtes citations effectuées dans un but d'exemple ou d'illustration. En revanche « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » [article L. 122-4]. La loi 95-4 du 3 janvier 1994 a confié au C.F.C. (Centre français de l'exploitation du droit de copie, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris), l'exclusivité de la gestion du droit de reprographie. Toute photocopie d'œuvres protégées, exécutée sans son accord préalable, constitue une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.



Sommaire

Préface	5
Avant-propos	7

1 Qu'est-ce qu'un végétal?	11
2 Le génie de la diversification	21
3 Le génie de la fleur	47
4 Le génie de l'autotrophie	75
5 Ceux qui ne vivent pas d'air pur et d'eau fraîche	89
6 L'union fait la force	115
7 La persévérance évolutive	131
8 Le génie conquérant	145
9 La lutte pour la vie : s'adapter ou périr	173
10 Le génie de l'évolution végétale	211
11 Génie du végétal et génie humain	237

Notes	273
Bibliographie	277
Index	280

Préface

Le *Génie Végétal*, premier ouvrage des auteurs, fut, voici nombre d'années, une porte qui s'ouvrait sur la spécificité du monde végétal et l'efficacité de ses stratégies, monde si peu connu et encore moins compris. La nouvelle version qui nous en est offerte aujourd'hui va plus loin. La porte était ouverte, elle braque désormais des projecteurs sur des points cruciaux de la vie des plantes – de la vie tout court.

Nous voyons les « plantes supérieures », celles qui donnent des fleurs et des fruits, se dégager du reste du monde vivant, et s'en différencier d'autant mieux qu'elles en sont partie intégrante. Nous analysons ce grand ensemble végétal, longtemps opposé à l'animal, et l'on nous montre la diversité des options choisies par la vie « non animale » : dans ce monde riche et foisonnant, les plantes à fleurs se singularisent par la diversité de leur organisation, par la complexité de leur fonctionnement, et par leur succès biologique. On nous mène pas à pas dans un système vivant qui nous déconcerte tant il diffère de notre animalité. Et nous découvrons l'extraordinaire raffinement des stratégies biologiques des plantes.

La fleur n'est pas toujours cet objet de séduction que nous apprécions. Elle peut être fort discrète et tout autant attractive pour les animaux qui transporteront, par inadvertance, le pollen. Elle peut aussi être compliquée, raffinée, je dirais précieuse, sans que l'on sache l'utilité d'un tel investissement biologique. Mais elle est toujours le siège du phénomène créateur par excellence, la sexualité, qui permet l'apparition, après chaque floraison, de graines porteuses de nouveauté, c'est-à-dire d'avenir. Pour leur reproduction, les plantes à fleurs peuvent exploiter différents schémas biologiques. Certaines pratiquent la fécondation croisée, d'autres l'autofécondation, et beaucoup d'entre elles... les deux, selon les circonstances : leurs modes de reproduction s'adaptent aux conditions du lieu et du moment.

Les plantes cultivent d'autres originalités. Certes elles seules, grâce à la chlorophylle, peuvent produire les sucres qui sont leur source d'énergie – et la nôtre. Mais elles savent aussi exploiter d'autres ressources. Certaines savent vivre aux dépens d'autres plantes, d'autres savent se nourrir d'animaux. Et beaucoup savent pratiquer l'association avec des êtres plus primitifs, dont l'efficacité biologique est complémentaire de la leur.

Nous sommes peu à peu invités à une grande saga où les plantes montrent leurs possibilités d'extension jusqu'aux limites des milieux extrêmes, d'où la vie est pratiquement exclue. Elles déploient des astuces pour coloniser les terres et les eaux. Bien que nourricières du monde animal, elles savent ne pas être indûment exploitées. Cette généreuse histoire se transcrit en termes d'évolution.

Puis un élément nouveau apparaît, l'Homme. Perturbateur de cette évolution certes, mais aussi créateur de nouvelles plantes, depuis l'aube de l'agriculture ; d'autres plantes ont pu apparaître, par un sursaut de la vie, à la suite des bouleversements biologiques liés à l'activité humaine.

Cette grande fresque fleurie nous mène à des interrogations. La vie est extraordinairement diverse, et se maintient grâce aux interrelations établies entre ses différentes formes. Le végétal, sans lequel la vie animale ne saurait exister, est remarquablement

adaptable. Que deviendra l'association entre l'Homme et la plante ? l'Homme-dépendant détruit-il la plante dont il dépend ? Faut-il redouter l'apparition de nouvelles formes végétales, ou au contraire y voir la promesse d'un futur ? L'avenir repose en grande partie sur les capacités d'adaptation et d'évolution des végétaux.

Voici un ouvrage qui met le végétal à sa juste place, cheville ouvrière de tout le système vivant, et qui pose les questions essentielles concernant ses particularismes, sa vie et sa survie. Il aide à la compréhension de la vie, et suscite des réflexions fondamentales, en s'appuyant sur des conceptions actuelles. Cet ouvrage de synthèse, fruit de la grande culture et de l'expérience de Marcel Bournérias et de Christian Bock, est une semence dont doivent naître les pensées qui construiront le devenir de la nature, mais aussi de la plante domestiquée et de l'Homme qui lui est inféodé. Son texte clair et précis, ses illustrations belles et riches d'enseignement, séduiront le lecteur et l'aideront à comprendre la plante : il apprendra à y voir non un décor, mais l'élément actif essentiel qui permet à notre Terre d'être vivante, et de le rester.

Aline Raynal-Roques

Avant-propos

Créateurs de notre atmosphère voici plus de trois milliards d'années, garants de la survie du monde animal et de nos civilisations, les végétaux ne sont-ils pas les « bons génies » dispensateurs de bienfaits sur notre planète ? Ce livre vise à rappeler quelques aspects de leur rôle primordial, et à esquisser les processus évolutifs qui leur ont permis la conquête de la majeure partie de notre planète. Leur réussite tient à leur prodigieuse diversité, à leur admirable harmonie fonctionnelle et à leur formidable pouvoir de synthèse. Mais ces êtres d'une opiniâtre activité évolutive sont, en dépit des apparences, fragiles et menacés par l'Homme, à la puissance sans limite, qui use et abuse, de façon trop souvent irréfléchie, des multiples opportunités que lui offrent généreusement les plantes.

Le jeu incessant de la variabilité des espèces vivantes confrontée aux contraintes écologiques est sans doute à l'origine de la foisonnante diversité végétale (voir le livre de Jacques Monod *Le hasard et la nécessité*), mais force est de constater que le déterminisme de certains faits étonnants, évoqués dans cet ouvrage, reste encore inexpliqué.

Faut-il pour autant imaginer que les plantes ont, à l'instar de l'Homme, une « stratégie » visant à la conquête du monde ? Leur attribuer de telles intentions est du même ordre d'absurdité que d'imaginer la Terre s'inclinant sur l'écliptique en vue de créer des saisons pour le bien de l'agriculture et du tourisme... Trop souvent pourtant, dans les ouvrages destinés au grand public, les étonnants succès du monde vivant sont interprétés comme les résultats d'une intention, laissant supposer que chaque organisme a des possibilités de réflexion et d'inventions égales à celles de l'Homme.



« Fleur d'Ophrys abeille (*Ophrys apifera*), Orchidée des pelouses sèches, assez fréquente sous nos climats tempérés. Les pollinies jaunes recourbent leur pédicelle et mettent le pollen au contact du stigmate (autopolinisation précédant l'autofécondation). L'étrange labelle velouté attire peut-être les Insectes, mais c'est ici un leurre superflu.

Que nous apprennent les Orchidées ?

Ainsi, objet d'innombrables études, le labelle, pétale souvent spectaculaire des fleurs d'Orchidées (voir chapitre 3), est

dirigé vers le haut dans le bouton floral. Des processus propres à chaque espèce (torsion, renversement de la fleur...) l'orientent généralement vers le bas, où il constitue alors une plate-forme d'atterrissage pour les insectes pollinisateurs, attirés par la couleur et le parfum de la fleur. Beaucoup y voient (ou laissent supposer au lecteur) que la plante aurait « agi » sur l'orientation de ses fleurs en vue du succès de son espèce (de ses gènes, pour reprendre une formule à la mode) ; cette explication suppose aussi que le végétal, à l'instar de l'Homme, connaît l'existence et le rôle des Insectes... Cette interprétation anthromorphique (ou « finaliste ») est évidemment insoutenable ; mais elle concerne pourtant des faits incontestables.

Sont-ils généralisables ? Certaines Orchidées (les Nigritelles de nos montagnes, par exemple), dont le labelle reste tourné vers le haut, n'en sont pas moins pollinisées par des insectes (des papillons), et leur relative abondance montre que cette position de la fleur ne leur confère aucun désavantage. Autre singularité, l'Ophrys abeille (*Ophrys apifera*)¹, au large labelle accueillant, n'a nul besoin du concours des Insectes pour sa reproduction, qui est autogame (cf. chap. 3). Bien que convaincu de la plus grande efficacité de la fécondation croisée (allogamie), Charles Darwin² ayant vérifié minutieusement, durant plusieurs années et sur des centaines de fleurs, l'efficacité reproductrice de l'autogamie chez cet Ophrys, souvent plus commun que bien d'autres espèces allogames du même genre, considère que « *le cas est aussi embarrassant que possible* ».

Comment les végétaux (comme les animaux) ont-ils pu atteindre le haut degré de complexité qui leur permet d'occuper les biotopes les plus divers ? L'attitude objective est d'analyser quels mécanismes anatomiques et physiologiques ont permis ce succès. Tout être vivant subit les contraintes du milieu où le hasard l'a conduit : il peut y vivre, sinon il est éliminé. Plus que l'animal, capable de fuir un milieu hostile, cette rigoureuse sélection affecte la plante, qui n'a d'alternative que « *se soumettre ou se démettre* », selon la célèbre formule de Gambetta. Penser, ou laisser croire, que les végétaux ont un pouvoir « réfléchi » de transformation (l'Ajonc « durcit » ses feuilles en épines « pour » se défendre des herbivores...), c'est passer du domaine scientifique à celui de l'affabulation ; c'est en même temps renoncer à comprendre les mécanismes des adaptations.

L'anthropocentrisme, utile pédagogie ?

Beaucoup de naturalistes vulgarisateurs (dont l'œuvre est au demeurant fort utile) emploient, le plus souvent sans en être eux-mêmes dupes, l'anthropocentrisme comme une pédagogie. Pourquoi, cependant, ce procédé est-il jugé indispensable à la compréhension de la réalité complexe du vivant, alors même que la découverte de celle-ci est pour l'esprit humain une source inépuisable d'étonnement et d'admiration ? Nous tenterons ici de traduire ces sentiments, sans pour autant transposer au végétal les pouvoirs de l'intelligence humaine. Nous avons cependant gardé (notamment dans les intertitres), certaines tournures finalistes bien commodes, mais que le lecteur ne doit pas prendre au pied de la lettre : il s'agit de comparaisons destinées à éclairer un problème, ou de « clins d'œil » visant à rendre le style plus vivant. Éventuellement, des guillemets soulignent l'intention ; nos lecteurs n'auront sans doute pas à en ajouter, suivant le conseil opportun de l'astrophysicien Hubert Reeves : « *J'aurais aimé que, comme dans les gadgets de Pif, l'éditeur distribue avec le livre un sac de guillemets. Le lecteur aurait été invité à les disposer, à son gré, là où il en aurait* ».



 **Le label dressé des Nigritelles** n'est pas un obstacle aux visites des Insectes pollinisateurs; ces Orchidées peuvent abonder, comme ici *Nigritella corneliana*, espèce à fleurs roses localisée aux Alpes du sud.

*senti le besoin S'il convient de ne pas trop prendre au sérieux le langage anthropomorphique, on doit reconnaître qu'il est éminemment utile sur le plan de la pédagogie*³.

Le vocabulaire scientifique utilise d'ailleurs, par nécessité, des termes plus ou moins anthropocentriques consacrés par l'usage, en fait détournés de leur sens courant. Parler des « fonctions » ou du « rôle » des divers organes végétaux ne signifie nullement que ceux-ci existent « en vue » d'assurer la vie de la plante, et surtout que celle-ci les a construits « pour » une tâche particulière. De même, l'Orobanche se fixant sur un Trèfle n'a aucune intention agressive, mais son « hôte » (forcé) n'en a pas moins subi une « attaque » ; bien que n'ayant reçu aucune invitation, le parasite a été cependant « attiré » par une sécrétion chimique de sa « victime »...

En ce temps où ressurgit l'irrationnel, où des gens bardés de diplômes orientent leurs décisions ou recrutent leurs collaborateurs en fonction de configurations astrales, où, dans certaines écoles de pays de haute technologie on enseigne le créationnisme et on bannit les théories évolutionnistes, nous nous refusons à revenir des siècles en arrière et à laisser croire, avec Bernardin de Saint-Pierre, que le melon a des côtes pour être partagé en famille.

1 Qu'est-ce qu'un végétal ?

Qu'est-ce qu'un végétal ? Question apparemment digne de nos actuels jeux télévisés : personne ne confondrait un Bégonia en pot et le Chat qui dort à ses côtés, même si l'idée que le premier est aussi vivant que l'autre échappe encore à une frange non négligeable de nos contemporains.

La plante (contentons-nous pour l'instant de cette approximation : végétal = plante), comme l'animal, possède effectivement les attributs de la vie :

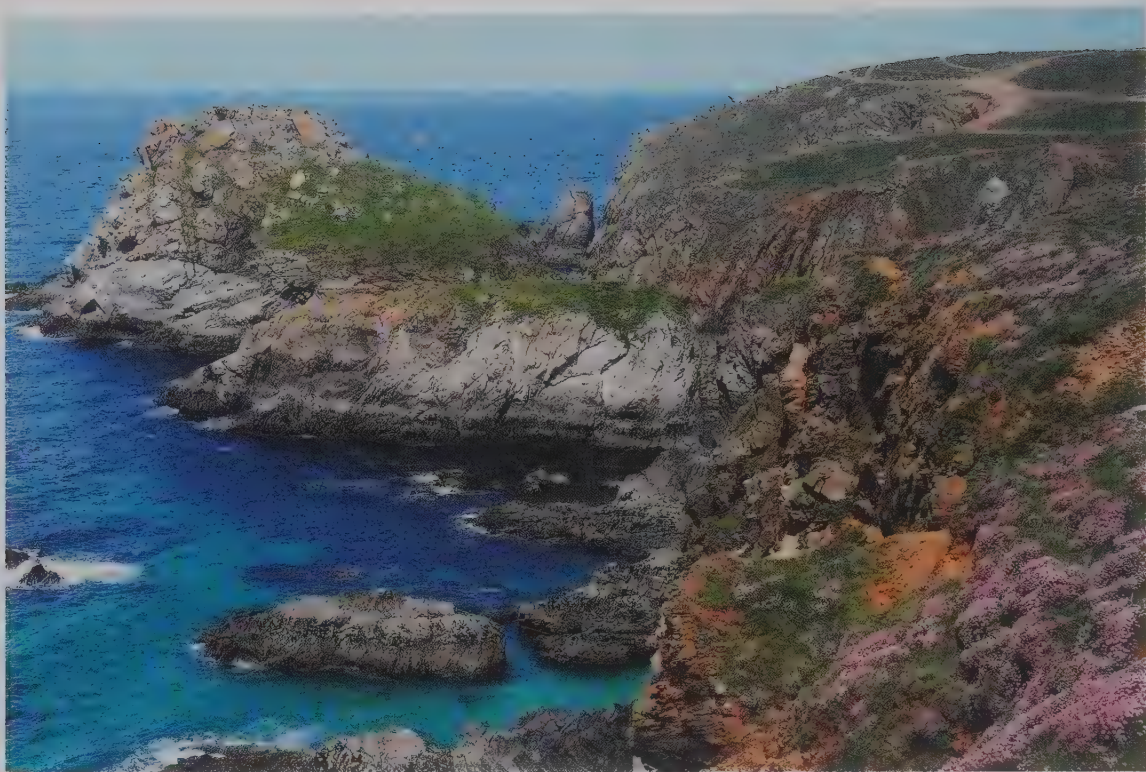
- elle naît à partir d'une semence, d'une graine, d'une spore, d'un fragment ou bouture, issus d'un individu qui généralement lui ressemble;

- elle grandit et se développe grâce à ce que lui apporte le milieu extérieur. Il lui faut pour cela les matériaux nécessaires à sa construction (des « aliments » qu'elle est capable d'utiliser). Il est non moins nécessaire que le milieu environnant, avec lequel elle entretient des échanges quasi permanents, lui permette de vivre normalement, c'est-à-dire possède des caractères écologiques favorables;

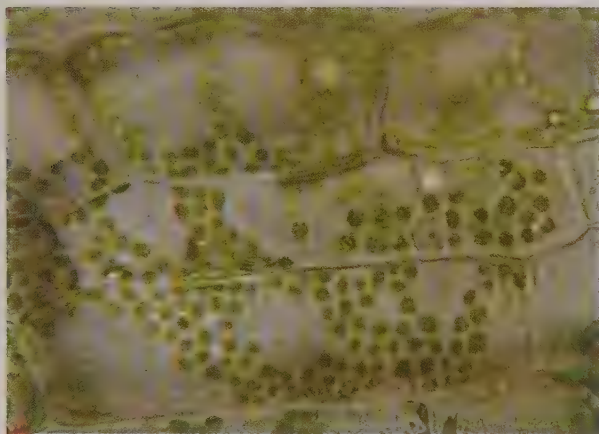
- elle conserve, au cours de sa croissance, en dépit d'éventuelles variations de forme, une organisation particulière, permettant de la



 **Examinée de près**, la fleur de ce Mouron (*Anagallis monelli*) révèle toute sa beauté.



Étagement de la végétation sur une côte rocheuse. Sur cette frange littorale que se disputent milieu aquatique et milieu aérien, s'exprime la diversité végétale : plantes à fleurs ancrées par leurs racines dans les fissures de la roche, Lichens, « chimères » d'Algues et de Champignons, et monde multiforme des Algues aux multiples origines évolutives.

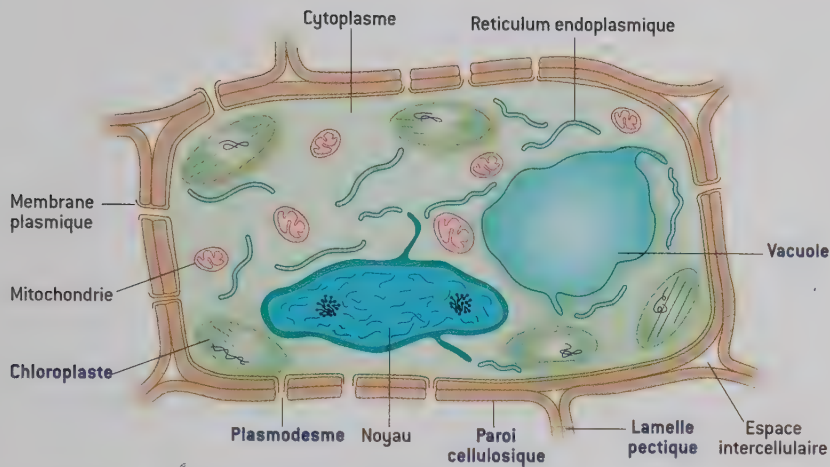


Grossie 250 fois, la feuille translucide de l'Élodée (*Elodea canadensis*) révèle sa structure cellulaire. Au sein des cellules, les plastides chlorophylliens (chloroplastes), entraînés par les mouvements du cytoplasme, effectuent une ronde [« cyclose »]. Malgré la paroi rigide et inerte qui les entoure, les cellules sont reliées entre elles par de fines travées de matière vivante.

reconnaître parmi d'autres ; les unités de base en sont les *cellules*, souvent associées en tissus et organes ;

– elle n'est jamais unique : d'autres « plantes » présentent une organisation plus ou moins identique permettant éventuellement de leur attribuer le même nom. Intuitivement, en lui donnant ce nom, nous la plaçons dans une espèce, c'est-à-dire un ensemble d'êtres dont les caractères (forme, organisation, mode de vie...) sont plus ou moins identiques : le Chat, le Lapin, le Chêne et le Roseau... Notez les majuscules, utilisées pour l'évocation d'une espèce (considérée dans son ensemble) : les Chiens sont des Carnivores, le chien Médor est notre ami ;

– grâce à certaines de ses parties, elle est capable de se reproduire, c'est-à-dire d'engendrer des individus semblables à elle-même ;



L'organisation d'une cellule végétale (caractéristiques propres: légendes en couleur).

– elle finit par mourir, au moins par accident : l'arrêt de la vie est plus ou moins rapidement suivi par la dégradation de la plupart de ses *constituants chimiques*, qui révèlent ainsi leur fragilité, et, en même temps, par la destruction plus ou moins complète de son organisation.

Le feu, qui répond à toutes ces conditions, serait-il vivant ? Il naît, s'alimente, se multiplie, meurt... ; mais il lui manque un attribut essentiel, observable aussi bien chez les animaux que chez les végétaux : la structure microscopique et inframicroscopique.

Vivant, d'accord, mais notre Bégonia est tout de même différent du chat ! En quoi la « plante » se distingue-t-elle de l'animal ? Chacun sait qu'elle le fait par :

– sa mobilité réduite, sauf rares exceptions (la Sensitive, la Dionée, cf. chap. 5) ; placée dans de mauvaises conditions (à l'obscurité, au froid...), abandonnée sans nourriture ou sans

Les constituants essentiels de la matière vivante

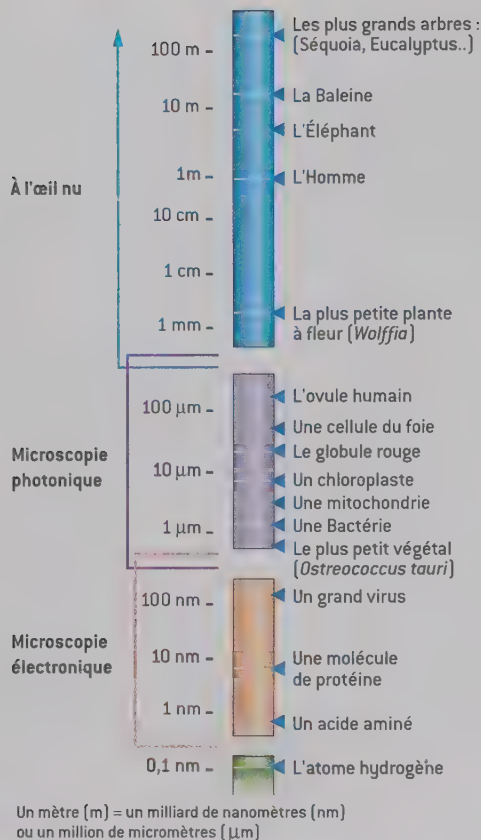
• Constituants minéraux

- L'eau : toujours plus de 60 % du poids dans le végétal actif ; rôle fondamental dans les réactions chimiques de la vie (métabolisme) et dans la circulation des substances.
- De nombreux éléments chimiques (potassium, sodium, calcium, magnésium, fer, phosphore, chlore, bore...). Ils ont des fonctions multiples, qu'ils soient sous forme d'ions ou associés à des constituants organiques (chlorophylle, enzymes...).

• Constituants organiques

- Glucides : sucres, amidon, cellulose...
- Lipides : huiles, cires végétales, stérols...
- Protides : enzymes et leurs constituants élémentaires, les acides aminés.
- Acides nucléiques (ADN, ARN) : rôle fondamental dans l'hérédité (chromosomes), la synthèse des protéines.
- Constituants divers : pigments, vitamines, hydrocarbures (latex, parfums...).

Les constituants chimiques des végétaux sont la base de toute la nutrition animale et ont de multiples autres utilisations.



Les dimensions du vivant.



Entre les vraies Lentilles d'eau (genre *Lemna*), la minuscule *Wolffia* (points verts) a réussi à trouver une place libre, à la surface d'une mare.

eau, la plante «se laisse mourir» sur place; tout au plus peut-elle croître et s'allonger en direction d'une lumière latérale qui l'éclaire chichement;

– son apparente insensibilité: là, le «sens commun» nous trompe; la plante réagit en fait à de nombreux facteurs de l'environnement, mais ses réactions sont nettement plus lentes que celle du chat dont on tire la queue!

– son incapacité à utiliser des aliments solides (sauf de notables exceptions: les plantes carnivores, cf. chap. 10) : nous verrons bientôt avec quel «génie» elle triomphe de son immobilité pour se nourrir.

Le microscope a révélé le secret de cette apparente inertie. Elle réside dans l'organisation de la cellule végétale, enfermée dans une paroi rigide, véritable cuirasse, ou squelette externe.

Il semble donc facile de distinguer les végétaux des animaux, et d'envisager dans le monde vivant un règne végétal, opposé à un règne animal. Mais n'allons pas si vite... et d'abord: un végétal est-il toujours une plante, comme nous l'avons supposé jusqu'à présent?

Plante, ou végétal?

Notre Bégonia est solidement fixé («planté») au sol par ses racines; il en est de même pour nombre de végétaux qui méritent bien le nom de «plantes». Observez cependant, couvrant les eaux dormantes d'une mare, la foule des Lentilles d'eau, incontestables végétaux et pourtant non fixés... sauf si les hasards de la sécheresse ou du vent les font échouer sur la vase, où leurs racines peuvent pénétrer, les faisant plantes à temps partiel... Un examen minutieux de la surface de l'eau permet parfois de découvrir, flottant parmi les précédentes, d'autres Lentilles d'eau, d'un vert brillant, et dont la taille atteint à peine celle d'une tête d'épingle. Bien incapable de se fixer, car il est dépourvu de racines, ce *Wolffia arrhiza* (cf. chap. 2) n'est donc pas une plante, et pourtant c'est un végétal à fleurs (c'est d'ailleurs le plus petit existant dans le monde!).



Un Champignon vert, et pourtant non chlorophyllien, *Chlorociboria aeruginosa*, colore fréquemment les branches tombées sur le sol dans les forêts de l'Île-de-France. Le bois, rendu bleu-vert, fut utilisé en marqueterie.

Les Champignons, des végétaux ?

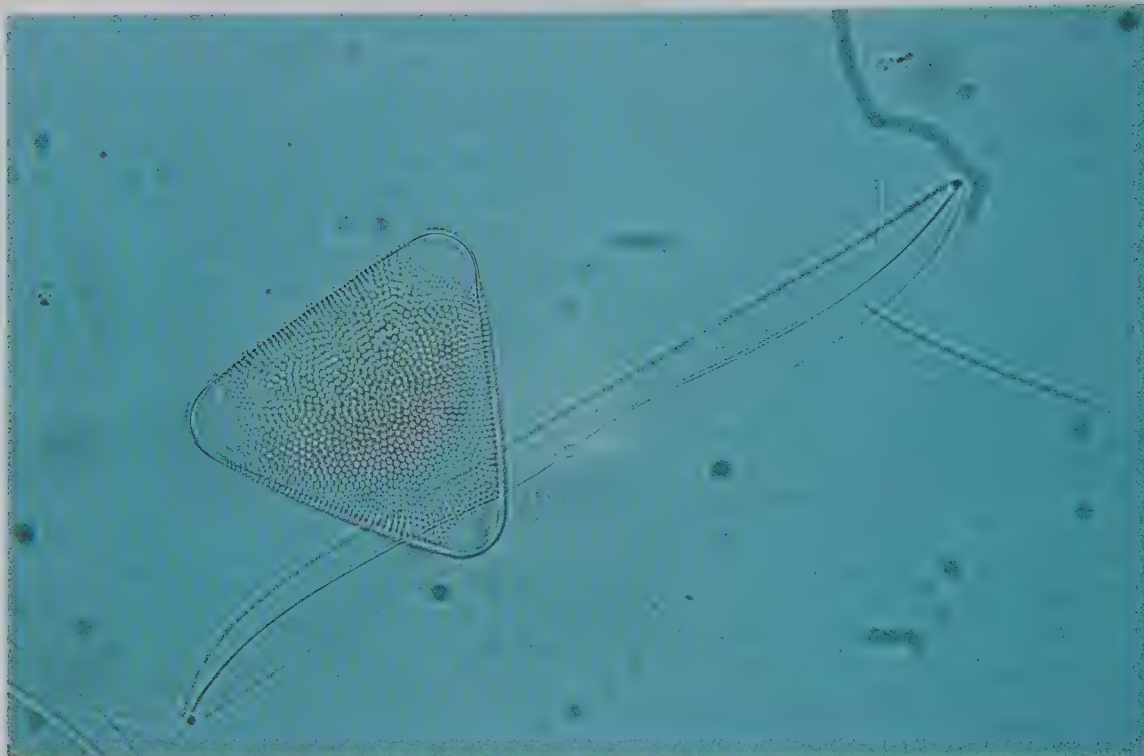
Les Champignons de toutes couleurs jaillissant de l'humus des forêts, bien que souvent implantés dans le sol, sont-ils des plantes, et peut-on même les considérer comme des végétaux ? Si, comme chez ces derniers, leurs cellules sont emmurées par une paroi, ils diffèrent fondamentalement des végétaux « classiques » par leur cytologie (absence de plastides, constitution chimique de la paroi cellulaire...), par leur anatomie et par les caractères originaux de leur biologie (mode de nutrition, métabolisme, reproduction). Aussi est-il admis actuellement de les considérer comme constituant un règne autonome, ou même de les réunir aux animaux dans un groupe nommé « *opisthochontes* ».

Faut-il, pour autant, les exclure de cet ouvrage ? Quitte à paraître quelque peu rétrogrades, nous ne pouvons nous résoudre ici à cette amputation. D'une part, les Champignons supérieurs ont des moyens de multiplication et de dispersion en milieu terrestre comparables à ceux des végétaux chlorophylliens. D'autre part surtout, le génie conquérant de ces derniers n'aurait pu prendre toute sa mesure en l'absence des Champignons. Dès l'aube des temps primaires, le peuplement végétal des terres émergées n'aurait pu être couronné de succès sans l'aptitude des filaments fongiques à s'unir

Les organismes verts et la chlorophylle

Les chlorophylles sont des pigments verts capables de capter l'énergie lumineuse et de permettre son utilisation par le végétal. Mais la teinte verte ne témoigne pas toujours de leur présence. Ainsi des Champignons, comme des Russules ou des Strophaires, sont pourtant verts, quoique sans chlorophylle. En revanche, des

végétaux chlorophylliens ne sont pas verts. Ainsi, chez les Algues, la distinction entre Algues rouges et Algues brunes tient à la présence de pigments masquant la chlorophylle¹... De façon analogue, diverses plantes chlorophylliennes, comme certains Bégonias, ont des feuilles rouges.



 **Ces Diatomées d'eau douce** sont bien des Végétaux (ce sont des cellules chlorophylliennes à paroi rigide). La forme allongée se déplace par glissement sur les supports solides. La forme triangulaire flotte en pleine eau. [Grossissement : x 400].

étroitement aux organismes chlorophylliens, assurant à ceux-ci leur indispensable alimentation hydrominérale en échange d'une rançon payée en composés organiques. Ces phénomènes de symbiose, extrêmement répandus, constituent l'essence même du génie végétal (cf. chap. 6).

Tout un monde végétal microscopique

Dans l'eau de la mare où flottent les Lentilles d'eau, le microscope nous révèle tout un monde d'êtres vivants, invisibles à l'œil nu et même à la loupe. À côté de végétaux réunissant un grand nombre de cellules, en voici d'autres qui n'en comportent qu'un nombre infime, voire une seule : ce sont des végétaux unicellulaires.

Nos yeux sont ainsi attirés par une cellule isolée teintée de brun (où le vert de la chlorophylle est masqué par un autre pigment) dont la rigidité semble indiquer la nature végétale, et qui pourtant glisse paresseusement par saccades... Il s'agit d'une Diatomée, Algue unicellulaire dont le déplacement a été un mystère jusqu'aux dernières décennies.

Poursuivons nos observations. Voici que, dans le champ du microscope, passe en tournoyant un être unicellulaire d'un beau vert, mais pourvu d'un curieux point rouge antérieur, le stigma : aurait-il un feu de position ? L'examen attentif montre que cet

Le stigma

Outre beaucoup d'Algues unicellulaires, les cellules reproductrices d'autres Algues (l'Ulve, par exemple), possèdent un stigma. Sensible à la lumière, véritable « œil » rudimentaire, il commande les mouvements des flagelles et dirige

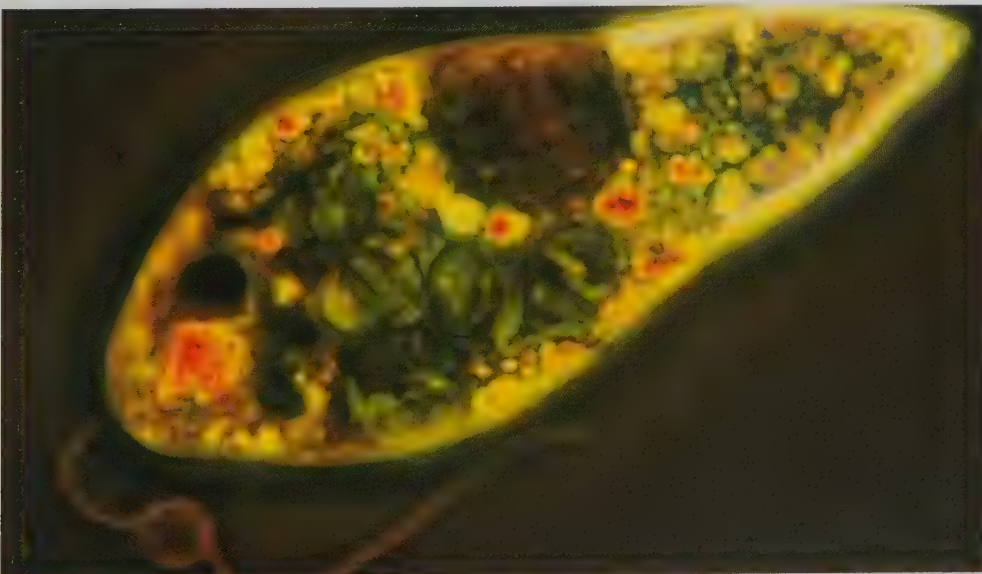
la cellule vers la source lumineuse (tactisme positif) ou en sens inverse (tactisme négatif). Son étude en microscopie électronique a révélé une structure ayant des points communs avec celle des cellules de notre rétine.

organisme est mû par deux souples prolongements (les flagelles) : sa grande mobilité en fait un animal. Pourtant, sa couleur, que les biochimistes reconnaissent comme due à la chlorophylle, et son enveloppe rigide le rattachent aux végétaux. Cette enveloppe, comparée par les naturalistes, volontiers poètes, à la chlamyde antique, leur a fait donner à cette Algue unicellulaire le nom de *Chlamydomonas*, les monades étant, pour les penseurs du XVIII^e siècle, les êtres les plus simples qui soient, les « véritables atomes de la nature » selon le philosophe Leibnitz.

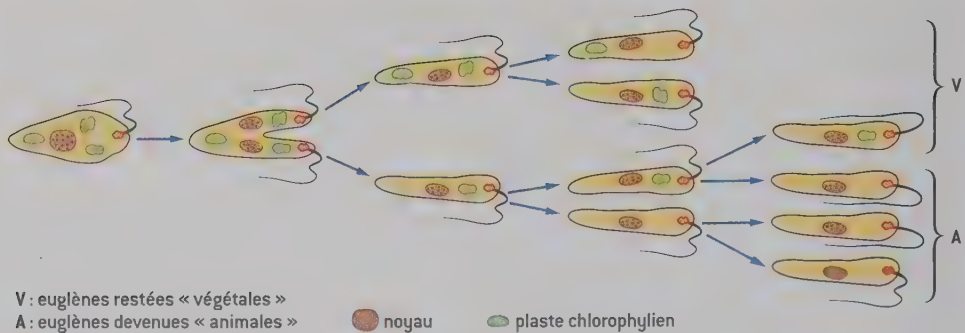
Du végétal à l'animal

Qu'est-ce enfin qu'un végétal ? Plutôt que de s'épuiser en vaines disputes, les naturalistes reconnaissent généralement comme végétaux, parmi ces êtres unicellulaires composites, à la fois ceux qui, quoique mobiles, ont de la chlorophylle, et dont les cellules sont corsetées d'une paroi rigide. Il y a évidemment là une part d'arbitraire, mais on ne peut y échapper quand on classe les êtres vivants, en raison de leur prodigieuse diversité.

La frontière entre animaux et végétaux semble parfois même s'effacer tant les critères de choix entre les deux « règnes » sont réunis de façon étrange, voire en apparence



L'Euglène est une algue chlorophyllienne unicellulaire que l'on peut facilement cultiver *in vitro*.



10 Perte expérimentale des plastes chez les Euglènes [expérience de Hollande, 1942²].

contradictoires. L'eau d'un ruisseau pollué par du purin se teinte souvent de vert sombre, révélant la présence d'Euglènes. Ces êtres unicellulaires possèdent un stigma et des plastes chlorophylliens. Certains antibiotiques (streptomycine) ajoutés au milieu de culture des Euglènes empêchent la division de leurs chloroplastes sans affecter leur propre division cellulaire (voir la figure ci-dessus). Au cours de celle-ci, les plastes sont répartis entre les Euglènes-filles, qui en possèdent donc de moins en moins, jusqu'à un seul. Lors de la dernière division, l'une des cellules est ainsi privée de chloroplaste et se comporte alors comme une cellule animale. Cette ressemblance est d'autant plus remarquable que les Euglènes se déplacent grâce à un flagelle mais aussi par reptation. Leur mince paroi est déformable, car elles n'ont pas le corset rigide du *Chlamydomonas*. On connaît dans la nature des « Euglènes » sans chloroplastes, appartenant au genre *Astasia* et au genre *Peranema*. Seraient-elles nées par un mécanisme analogue ?

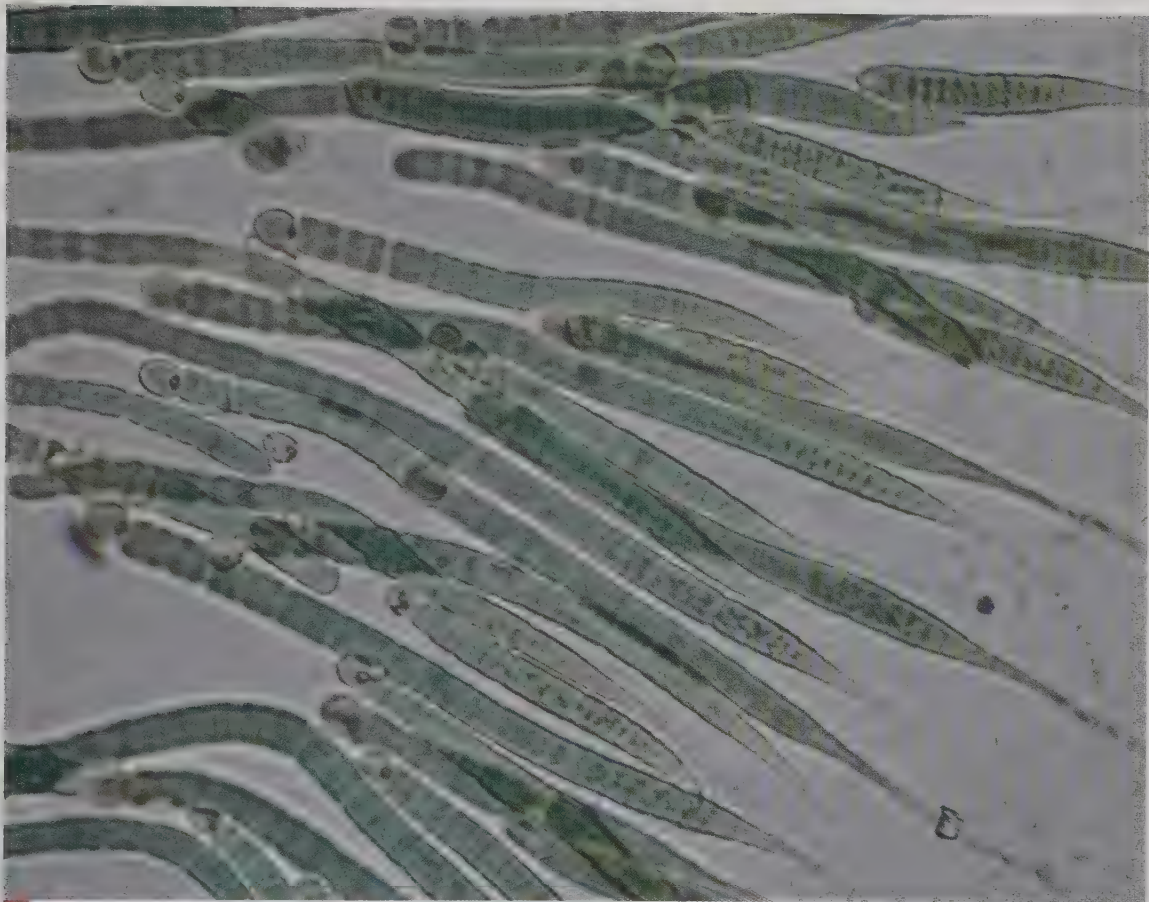
Récemment on a découvert que le Trypanosome, agent de la maladie du sommeil, possédait un plaste vestigial ayant perdu sa fonction première. Ce parasite redoutable considéré classiquement comme un Protozoaire est en réalité... une Algue qui a mal tourné !

Combien de règnes parmi les vivants ?

La division classique du monde vivant en deux règnes est due à Aristote (IV^e siècle avant Jésus-Christ). Beaucoup plus tard (première moitié du XIX^e siècle), le monde bactérien s'imposa comme un troisième règne, celui des **Procaryotes** dépourvus de noyau cellulaire (et de mitochondries). Ce noyau, contenant l'information génétique, est présent chez les **Eucaryotes** (végétaux, champignons et animaux). Par la suite, la découverte des Archaeobactéries à la fin des années 1970, révéla une coupure importante dans le « règne » des Procaryotes qui nécessiterait de le scinder en deux, illustration de la grande complexité du monde vivant.

Il est sans doute utile de faire ici le point. Les **végétaux** sont définis par deux caractères :

- le premier est la présence de **chlorophylle**, permettant de capter l'énergie lumineuse à l'origine de la photosynthèse dont on ne saurait trop souligner l'importance, puisqu'elle fournit l'oxygène de notre atmosphère et presque toute la matière vivante (cf. chap. 4) ;



 **Rivularia grossi 1 000 fois.** Un exemple de Cyanobactérie. Pas plus de noyau que de chloroplaste dans ces chalets de cellules chlorophylliennes.

– le second critère tient à l'enveloppe rigide, ou **paroi**, généralement cellulosique entourant leurs cellules. Elle est d'abord une protection contre nombre d'agressions du milieu extérieur, mais la sécurité conférée par toute cuirasse a ses limites. Cette paroi explique la faible déformabilité et la mobilité réduite que l'on constate chez les plantes face aux variations du milieu; elle ne leur permet que des réactions lentes, et leur interdit presque toujours de saisir une nourriture solide.

Les **Champignons**, nous l'avons vu, ne répondent pas parfaitement aux critères de végétal. En revanche, selon ces deux critères, les Algues bleues, ou **Cyanophycées**, pourraient revendiquer leur appartenance au règne végétal. En font partie par exemple les Nostocs ou « crachats de Lune » vert sombre, qui semblent tombés du ciel. Ils apparaissent dans la rosée du matin ou après une pluie sur les sols calcaires nus (sentiers humides, allées de jardins...). Leur étude au microscope optique ou électronique montre l'absence de noyau dans leurs cellules; ce sont des Procaryotes, d'où leur dénomination actuelle de **Cyanobactéries**.

La notion de végétal a donc varié en fonction de l'affinement des études systématiques. Constatant la difficulté de définir les règnes « classiques », Whittaker (1969) proposa un système à cinq règnes: les **Procaryotes**, les **Protistes** (groupe des êtres



 Très proche par son aspect des « crachats de Lune », cette Cyanobactérie (*Rivularia*) vit sur l'estran rocheux, parmi les Balanes.

unicellulaires eucaryotes, chlorophylliens ou non), les **Champignons**, les **Animaux** et les **Végétaux** (pluricellulaires). Dans ce livre nous associerons sans aucun remords à ces derniers les représentants d'autres règnes (notamment les Champignons) dans la mesure où ils ont avec eux de multiples interrelations.

La vision actuelle du monde vivant est marquée par la maîtrise de nouvelles techniques (l'analyse des séquences génétiques) et le développement de conceptions nouvelles (la cladistique) qui ont conduit à une meilleure connaissance des parentés évolutives entre les groupes. C'est ce que nous verrons dans le chapitre suivant.

2 Le génie de la diversification

Comment les végétaux ont-ils pu conquérir le monde ? Deux clés pour cela, la **variabilité** morphologique et/ou écologique, leur offrant la possibilité d'occuper la plus large gamme d'habitats possibles, et l'**opportunisme**, c'est-à-dire l'aptitude de chaque végétal à saisir l'occasion de s'implanter au sein de milieux nouveaux. Il peut s'agir de milieux vierges (un dépôt alluvial, une île qui émerge, une coulée volcanique...) ou de biotopes aux conditions écologiques modifiées, par exemple à la suite d'un changement de climat (cf. chap. 10) ou de la dynamique végétale (cf. chap. 7). Limitons-nous d'abord à la diversité des espèces (ou biodiversité), déjà pressentie dans le chapitre précédent : elle apparaît prodigieuse. Comment s'y reconnaître ?



Dans ce sous-bois d'Île-de-France se côtoient des végétaux appartenant à trois grands groupes : les **Bryophytes** (Mousses), les **Ptéridophytes** (Fougères) et les **Angiospermes** (plantes à fleurs : ici un *Oxalis acetosella* mimant un Trèfle), auquel se joignent des Champignons.



Diversité des biotopes montagnards : au col d'Anon (Hautes-Alpes). À l'adret, les panaches blancs des Linai-grettes signalent une petite tourbière (avec Orchidées, Sélaginelles, plantes carnivores) ; à l'ubac, une sombre sapinière, refuge du Sabot de Vénus. Au fond de la vallée, prairies à flore également très diversifiée.

Apparu discrètement en 1986, dans le titre des actes d'un colloque sur la « diversité biologique » organisé par l'entomologiste E. O. Wilson, ce terme, depuis lors, envahit les médias et les rapports scientifiques (... à la recherche de financements). Depuis le sommet de la Terre à Rio en 1992, tous les problèmes ou conflits relatifs à l'action de l'Homme sur la nature se réfèrent à la notion de « biodiversité » que les humains conduiraient à sa perte. Ce n'est pas si caricatural !

À cet égard, l'impact du peuplement humain sur la nature n'a pas été toujours négatif : jusqu'au siècle dernier, ses pratiques agricoles ont accru l'étendue et la diversité des milieux « ouverts » : champs, prairies, landes... (cf. chap. 11). En revanche, l'abandon des pratiques traditionnelles de culture et d'élevage extensifs a provoqué la disparition de nombreuses espèces de ces mêmes milieux.

La biodiversité est un terme à la mode, dont le champ gagne à être précisé, car elle s'exprime à différentes échelles.

L'acception la plus classique concerne la diversité taxonomique : nombre d'espèces (ou de taxons...) observés dans une région donnée (**diversité spécifique**). À ce titre, certaines régions du globe sont particulièrement « riches ». Ce sont les « hot spots » (« points chauds ») de la biodiversité, telles les régions à climat méditerranéen au sens large ou la zone équatoriale.

Sur un territoire donné, certains milieux sont plus riches que d'autres : ainsi les pelouses calcaricoles de nos régions recèlent beaucoup plus d'espèces végétales (et animales) que les forêts sur sols acides, même si les premières occupent des surfaces moins importantes. La diversité biologique peut donc aussi s'envisager en terme d'écosystèmes : **diver-**

Pour comprendre cette diversité, y mettre de l'ordre

Avant même qu'un tel foisonnement d'êtres ait été connu, l'Homme, à l'instar des animaux, a appris à distinguer ce qui se mange ou ne se mange pas, ce qui est dangereux ou utile... Ce début de classement, tout empirique soit-il, subsiste de nos jours. Ainsi des dispositions légales, prêtant d'ailleurs à controverses, placent certaines espèces végétales (et surtout animales) dans la catégorie des « nuisibles ».

Plus élaborée fut l'approche médicale (espèces toxiques et/ou à usages thérapeutiques). La classification devint scientifique quand elle visa à mettre chaque type, ou « espèce », d'être vivant dans une catégorie, définie de façon objective¹.

La première tentative en ce sens remonte à l'Antiquité grecque avec Aristote (384-322 av. J.-C.) ; elle concernait aussi bien les animaux que les végétaux². Son disciple

sité des écosystèmes dans une région, **diversité spécifique de chaque écosystème**.

À l'échelle de l'espèce, on peut envisager la **diversité génétique** des individus d'une même population. Elle s'exprime par leur polymorphisme génétique : combien existe-t-il de

formes différentes de gènes (allèles) dans cette population ? C'est dans ce domaine (la « génétique des populations ») que l'on peut saisir quelques-uns des mécanismes de l'évolution, voir l'encadré « Mécanismes de l'évolution » dans le chap. 10).



La riche parure des prairies subalpines du Lautaret (Hautes-Alpes, 2 000 m), en juillet : un exemple de l'infinie diversité des floraisons, au sein d'un seul biotope.

Théophraste (vers 371-288 av. J.-C.) écrit en neuf livres une *Histoire des plantes* suivie des six volumes du *Traité des causes des plantes*. Cinq siècles après, Dioscoride Pedanius de Cilicie (vers 40-98), dans son traité *De Materia medica*, reconnaît plus de six cents espèces végétales ; il s'intéresse plus à leurs propriétés thérapeutiques qu'à leur classement selon les critères jugés actuellement scientifiques. Ceux-ci commencent à être pris en compte au XVI^e siècle, d'abord dans les classifications « artificielles », fondées arbitrairement sur quelques caractères morphologiques. Ainsi, celle de Linné (1707-1778) s'appuie sur le nombre d'étamines dans chaque fleur. Pour nommer les quelque huit mille espèces de plantes qu'il a reconnues, Linné préconisa la nomenclature binominale (voir encadré p. 24), applicable aux végétaux comme aux animaux, nomenclature encore utilisée aujourd'hui. Celle-ci fit faire à l'étude et à la classification des espèces un pas de géant³.

Vers la classification actuelle

Peu à peu, les classifications ne se sont plus seulement appuyées sur la forme extérieure et l'organisation des êtres vivants. Elles prennent en compte l'anatomie comparée, la biologie (physiologie, écologie...), la cytologie... Elles font appel de plus en plus aux valeurs mesurables et à l'analyse mathématique des corrélations entre caractères.

On tente de se rapprocher d'une classification « naturelle », qui reflète l'évolution biologique, à partir des formes les plus anciennes, les Procaryotes chlorophylliens (Cyanobactéries). Apparues voici plus de trois milliards d'années et capables de fixer le dioxyde de carbone, elles ont engendré les premières roches calcaires (stromatolites). En libérant l'oxygène dans l'atmosphère, elles ont permis ainsi l'épanouissement de toutes les formes de vie, mais il a fallu attendre le début des temps primaires pour voir apparaître (vers - 500 millions d'années) de véritables plantes (cf. chap. 7). Leurs transformations multifformes ont donné peu à peu les grandes lignées végétales (embranchements ou phylums) que tendent de reconstituer les classifications modernes.

De nombreux systèmes de classification ont été proposés sans jamais recueillir l'unanimité, car chacun est marqué par l'idée que se font leurs auteurs de l'évolution des groupes qu'ils étudient. Ainsi, concernant les plantes à fleurs, la classification proposée par Chadeffaud et Emberger (1960) s'appuie en partie sur la flore fossile, riche en informations sur les plus anciennes manifestations de la vie. Celles de Takhtajan dans les années 1960, Cronquist (1966-68), Stebbins (1974) avec la représentation circulaire des différents taxons et celle de Dahlgreen (1983-85) utilisent beaucoup de caractères relatifs à la constitution chimique des végétaux.

Deux voies nouvelles ont été ouvertes en systématique, ou science de la classification. La première est méthodologique : c'est la « cladistique ». La seconde est liée aux progrès de la biologie moléculaire qui a donné accès à de nouveaux caractères, contenus dans les séquences des macromolécules (ADN ou protéines).

Les naturalistes, comme tous les professionnels dans leurs domaines respectifs, utilisent par nécessité des mots techniques ; selon un usage qui a présidé à la formation de l'essentiel des mots français, les termes botaniques sont dérivés du grec ou du latin : Phanérogame ou Spermaphyte (la majuscule montre qu'il s'agit d'un groupe végétal bien défini) ne sont pas des mots plus compliqués ou plus rébarbatifs que photographie ou thermomètre...

Le botaniste Tournefort (1656-1708) a proposé de réunir en « genres » les espèces voisines. À sa suite, Linné (1707-1778) nomma chaque espèce animale ou végétale de deux noms, dans la langue scientifique de l'époque, le latin : ainsi, *Wolffia* est le nom de genre (dédié ici à un botaniste, Wolff), *arrhiza* (sans racines) le nom d'espèce. La nomenclature linnéenne (ou « binominale ») a été

universellement adoptée et a permis de nommer et de classer toutes les espèces découvertes depuis lors. Dans un texte scientifique, quels que soient sa langue et les caractères utilisés, les noms scientifiques (d'origine latine ou grecque) permettent de savoir de quelles plantes ou de quels animaux il est question.

Selon leur degré de parenté, les genres sont réunis en familles, celles-ci en ordres, classes, embranchements. Les limites de ces « unités systématiques » varient d'ailleurs selon les classificateurs... En outre, d'autres catégories (sous-espèce, sous-famille, ou « tribu »...) se sont souvent révélées nécessaires. Ainsi, le Bouton-d'or commun (*Ranunculus repens*) appartient à la famille des Renonculacées, à l'ordre des Renonculales (ex-Ranales), à la classe des Dicotylédones, au sous-embranchement des Angiospermes et à l'embranchement des Spermaphytes.

Après la mort d'un organisme végétal ou animal, il arrive que des constituants de la matière vivante, voire des tissus ou des organes entiers, subsistent s'ils sont difficilement décomposables et/ou rapidement enfouis, ce qui les soustrait aux diverses causes de destruction. Ainsi, les charbons (houille, lignite...) sont des accumulations de matière végétale

fossile; des restes de plantes y sont parfois reconnaissables. Plus souvent, les organismes enfouis s'imprègnent de matière minérale tout en conservant leur structure: les bois fossiles peuvent être ainsi identifiés. Enfin, des empreintes de végétaux sont parfois conservées dans diverses roches sédimentaires à grains fins, surtout des schistes et parfois des calcaires.

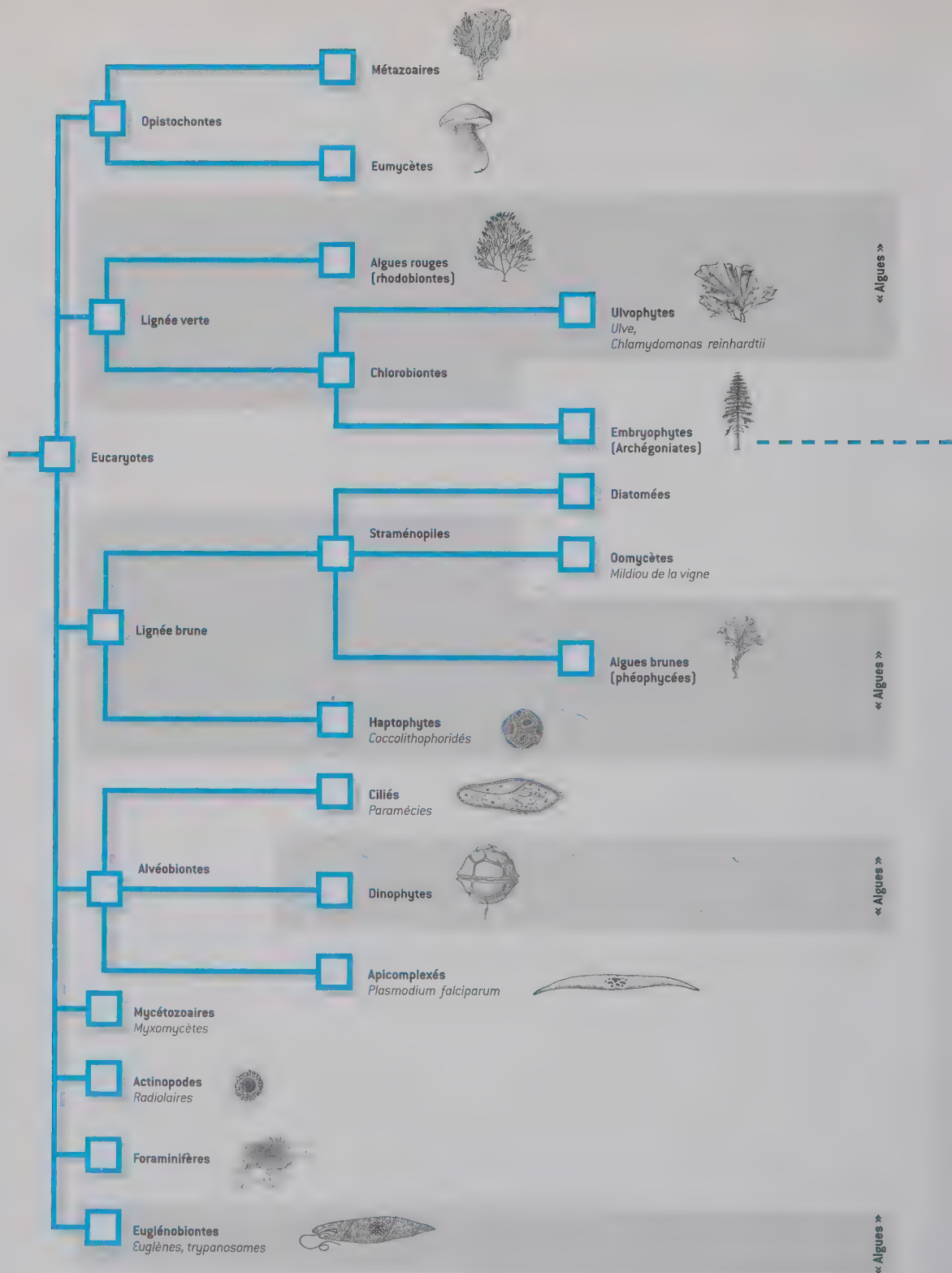
Les principes de la cladistique, ou systématique phylogénétique, élaborés dès 1950 par l'entomologiste W. Hennig, reposent sur la distinction entre les caractères ancestraux (anciens ou «primitifs») et les caractères «dérivés» (ou évolués, liés à une innovation évolutive). Cette distinction semble parfois subtile chez les végétaux. Seul le partage de caractères dérivés par plusieurs membres d'un groupe est signe de parenté⁴: on nomme «clade» ou «groupe monophylétique» un groupe qui possède en commun un ou des caractères dérivés. Un groupe monophylétique comprend un ancêtre commun et la totalité de ses descendants.

L'accès aux séquences d'ADN et de protéines a apporté à l'analyse cladistique non pas une nouvelle méthode, mais de nouveaux caractères possibles. Dans le domaine végétal, l'ADN des chloroplastes (cf. chap. 6) a été particulièrement étudié. Ces travaux, utilisant des programmes informatiques sophistiqués, ont parfois bouleversé les conceptions usuelles sur la classification (voir pages suivantes) et permis de découvrir la parenté évolutive entre des groupes végétaux considérés comme éloignés. Ces résultats demandent de subtiles interprétations et ne sont pas toujours concordants selon les gènes envisagés.

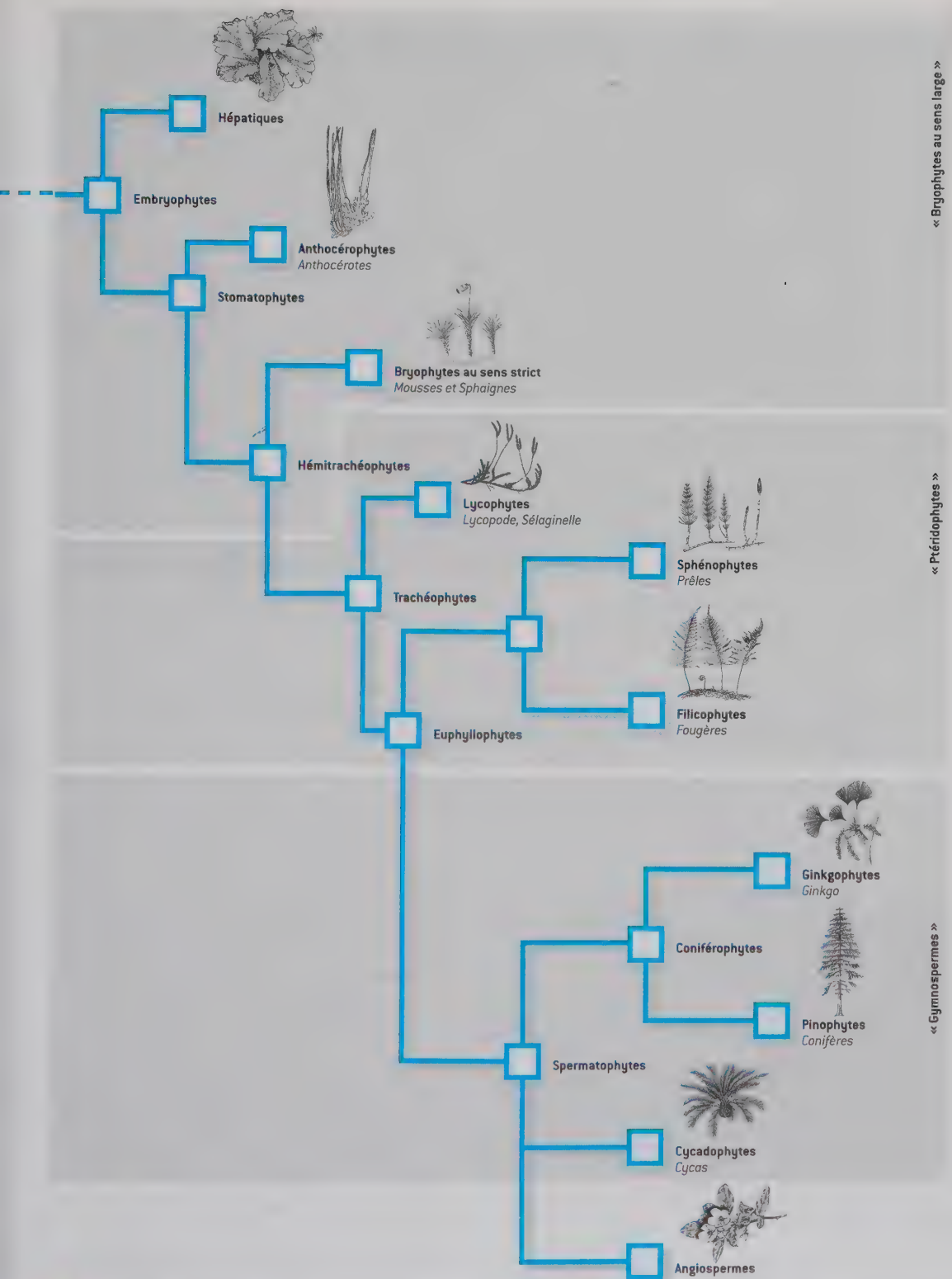
Ces études ont néanmoins apporté des éclairages nouveaux sur l'évolution; elles ont surtout montré que les êtres classiquement nommés «Champignons» et «Algues» méritaient d'être l'objet de nouvelles classifications phylogénétiques. Il n'empêche que ces termes anciens, même si les biologistes actuels les considèrent comme obsolètes, gardent leur valeur descriptive et vulgarisatrice (cf. chap. 1). De même, si les grandes divisions traditionnelles du règne végétal sont aujourd'hui remises en question, elles restent largement utilisées. C'est pourquoi nous en présentons les grandes lignes dans l'encadré p. 28. On comparera les grandes divisions traditionnelles à l'arbre phylogénétique actuel des Eucaryotes et des Embryophytes (pp. 26-27).

Les ouvrages de botanique décrivent traditionnellement les végétaux dans l'ordre de leur degré de complexité (ou de «perfectionnement», nous reviendrons sur cette idée); les Algues au sens large ouvrent la marche. Cet ordre est logique, car il est conforme à la succession des ensembles végétaux au cours des temps géologiques. Cependant, notre propos sera sans doute plus clair si nous examinons d'abord les plantes les plus familières à tous, celles qui possèdent des fleurs. Les plaçant d'emblée au «sommet» du monde végétal, les anciens botanistes les nommaient *Phanérogames*, ce qui signifie «mariage» (ou reproduction) apparent (ou visible), en raison des pièces souvent brillamment colorées (les pétales) entourant généralement leurs organes reproducteurs, étamines et pistil.

En fait, les phénomènes essentiels qui se déroulent dans la fleur sont tout à fait complexes et cachés; ils n'ont été connus et compris que depuis moins d'un siècle et leurs détails suscitent encore aujourd'hui de nombreuses recherches. En outre, à côté des fleurs



Phylogénie simplifiée des Eucaryotes. Les Algues (indiquées par des cadres grisés) ne forment pas un seul groupe monophylétique. (Extrait de *Comprendre et enseigner la classification*, sous dir. G. Lecointre, Belin, 2004.)



Phylogénie simplifiée des Embryophytes. Les groupes des Bryophytes au sens large, des Ptéridophytes et des Gymnospermes (indiqués par des cadres grisés) ne sont pas monophylétiques. (Extrait de *Comprendre et enseigner op.cit.*, Belin, 2004.)

Thallophytes**

1. Chlorophylliens : Algues.
2. Non chlorophylliens : Champignons (maintenant exclus du règne végétal : voir encadré p. 46).

Cormophytes***

(ou Archégoniates ou Embryophytes)

1. Tissus conducteurs «rudimentaires», pas de racines : Bryophytes (Mousses, Hépatiques...).

2. Tissus conducteurs spécialisés ; ont presque toujours des racines :

- dissémination par des spores en vie ralentie ; ni ovules ni graines : Ptéridophytes (Fougères, Prêles, Lycopodes...) ;
- dissémination par des ovules (pas de graine à vie ralentie) : Préspermaphytes (Ginkgo, Cycas...) ;

– dissémination par des graines (déshydratées, en vie ralentie) : Spermaphytes (ou Spermatophytes) avec :

- graines non enfermées dans un fruit ; fleurs «rudimentaires» sans stigmates collecteurs de pollen : Gymnospermes (arbres résineux...) ;
- graines enfermées dans un fruit ; fleurs typiques (avec stigmates) : Angiospermes (les plantes les plus répandues).

* On regroupait à la fin du XIX^e siècle en **Cryptogames** les Thallophytes, Bryophytes et Ptéridophytes et en **Phanérogames** les Préspermaphytes et les Spermaphytes.

** Thallophytes : groupe disparu de la classification phylogénétique (voir pp. 26-27).

*** Cormophytes : ce groupe a subi d'importants remaniements dans la classification phylogénétique (pour les autres groupes cités, voir ci-après).

typiques conformes au schéma classique, d'autres prêtent à discussion, à tel point que l'accord des botanistes n'est pas universel, par exemple sur la question de savoir si les arbres résineux ont des fleurs ou non...

La graine, signature des Spermaphytes

En dépit des controverses, un solide point d'accord concerne les plantes à fleurs, anciennement nommées Phanérogames. Elles se reproduisent par des *graines*, d'où leur nom actuel de *Spermaphytes* (littéralement «plantes à graines»). Les graines sont, par leurs facultés de résistance et de dissémination, l'une des manifestations les plus remarquables du «génie» du végétal.

Malgré leur grande diversité, les graines réunissent presque toujours les caractères suivants :

- elles renferment une plante en miniature et en vie latente (une plantule, «endormie»), susceptible de se «réveiller» au cours de la germination ;
- elles contiennent des substances nutritives («réserves» : protides, glucides, lipides) utilisables à la germination et durant les premiers temps de la vie de la jeune plante. À cet égard, il existe quelques exceptions, notamment chez les Orchidées (*cf.* chap. 6) ;
- plantule et réserves ont perdu au cours de la maturation de la graine une grande partie de leur eau. Cette *déshydratation* explique le sommeil de la plantule ; l'eau est donc une condition nécessaire (quoique pas toujours suffisante) à son réveil ;
- enfin, des enveloppes souvent résistantes (*les téguments*) entourent et protègent la graine.

La graine a permis aux Spermaphytes de résister aux variations du climat (phases de sécheresse, de froid... *cf.* chap. 9) et de représenter la partie dominante du manteau végétal des continents, nécessaire à la survie de l'Homme et des animaux terrestres. Aux formes aériennes (arbres, arbustes ou herbes) s'ajoutent nombre de végétaux



 **Les floraisons blanches des Renoncules aquatiques** (ici, *Ranunculus fluitans*) décorent en mai les eaux douces peu polluées et à cours rapide (Nord de la France).

aquatiques : flore des eaux douces et même marines; ainsi, près des côtes, les *Zostères* et les *Posidonies* formant des prairies sous-marines (herbiers) de grande importance pour la faune.

Pratiquement, les Spermaphytes sont tous constitués des mêmes organes, chacun de forme et de structure particulières. Ces organes en petit nombre (différence notable avec les animaux) sont :

- les *racines*, généralement souterraines, rarement vertes, assurant la fixation et la nutrition hydrominérale de la plante. Elles sont de forme plus ou moins cylindrique ;

- la *tige*, de même forme, souvent ramifiée, assure la jonction entre les racines et les autres organes. Elle porte des bourgeons qui, après une phase plus ou moins longue de maturation, sont capables de prolonger la tige ou de produire une de ses ramifications ;

- les *feuilles*, organes plats (à symétrie bilatérale), généralement chlorophylliens, fixés sur la tige au voisinage d'un bourgeon. Une feuille typique ne porte aucun autre organe⁵; on y observe des nervures, ramifiées ou plus ou moins parallèles, conduisant les sèves, liquides nourriciers.

L'ensemble des organes précédents constitue l'*appareil végétatif* de la plante.



 **Bien que vivant sous la mer** (jusqu'à 40 m de profondeur) en Méditerranée, la Posidonie n'est pas une Algue, mais une plante à fleurs. Ses prairies sous-marines, ou « herbiers », abris et nurseries pour la faune aquatique, sont menacées par la pollution et l'invasion de la Caulerpe [cf. chap. 7].



Les « fausses feuilles » du Petit-houx ou Fragon (*Ruscus aculeatus*) sont en réalité des tiges aplaties car elles portent des fleurs [a] puis des fruits [b].

D'autres organes, permettant la formation des graines à partir des *fleurs*, constituent l'*appareil reproducteur*. Les fleurs, à courte durée d'apparition, sont caractérisées par leurs organes sexuels (mâles : *étamines* et femelles : *carpelles*, réunis ou non dans la même fleur). Souvent un *périanthe* diversement coloré (pétales et sépales) entoure les organes sexuels. Les fleurs se transforment en *fruits* contenant des *graines*. L'extraordinaire efficacité de

ces processus (cf. chap. 7) a assuré le triomphe des Spermaphytes. La transformation de la fleur en fruit, phénomène complexe mais dont la compréhension a une grande importance, notamment sur le plan économique, sera évoquée au chapitre suivant.



Coupe d'une fleur typique d'Angiosperme (Poirier).
s : sépales, p : pétales, o : ovaire surmonté par les stigmates filiformes et contenant des ovules [deux sont visibles].

Les ovules enclos des Angiospermes

Chaque graine résulte de la transformation d'un organe minuscule, l'ovule. Celui-ci contient des cellules femelles dont certaines s'unissent aux cellules mâles (gamètes) produites par le pollen : c'est la fécondation.



Le fruit sec (capsule) du Mouron des champs (*Anagallis arvensis*). Sa paroi entoure les graines, que son ouverture va libérer : exemple typique d'angiospermie. —



Fleur de Rose trémière (*Althea rosea*, une Malvacée). Les grains de pollen visibles sur les stigmates filamenteux ont été apportés d'une autre fleur par ce Bourdon, à la recherche du nectar au fond de la corolle.

Le contact entre pollen et ovule pose un problème chez le plus grand nombre de Spermaphytes dont les ovules sont complètement enfermés dans une cavité close, l'ovaire. Atteindre directement l'ovule est donc impossible au pollen. Il doit être d'abord littéralement « capturé » par le stigmate, extrémité du carpelle munie de papilles collantes dont le papier tue-mouches donne une assez bonne image. Comment le pollen arrive-t-il sur le stigmate ? Cette histoire passionnante est pleine de rebondissements (cf. chap. 3). En conditions favorables, chaque grain de pollen développe un long prolongement, le tube pollinique, qui atteint l'ovule et y conduit les gamètes mâles⁶. Chaque ovule se transforme en graine à l'intérieur de l'ovaire, qui devient alors un fruit : ainsi un grain de raisin (fruit) contient des pépins (graines).

Parfois, d'autres parties de la fleur concourent à la formation du fruit (c'est le cas pour la Pomme ou la Fraise) ; notons aussi qu'un fruit n'est pas nécessairement charnu : une gousse de Pois est aussi un fruit contenant des graines (les petits pois). Les plantes dont les ovules sont ainsi enfermés dans un ovaire (et les graines donc contenues dans des fruits clos) sont qualifiées d'Angiospermes⁷.

Les Angiospermes ont développé au plus haut point le génie végétal ; couvrant la majeure partie des continents (avant les destructions humaines qui réduisent leur



Tandis que la jeune racine s'enfonce en terre, les frêles feuilles embryonnaires (cotylédons) de ce très jeune Sapin sont encore coiffées par la graine ailée contenant des réserves nutritives.



en comparant les séquences génétiques. Cet arbre a été établi par le groupe de M. Chase, qui divise les plantes à fleurs en deux grands ensembles : les anciennes Dicotylédones et les Monocotylédones d'une part, et, d'autre part, les Eudicotylédones. Voir «La nouvelle classification des plantes à fleurs», par J. Mugnier, in: *De la graine à la plante*, Belin-Pour la Science, 2001.)

empire), elles constituent les forêts tropicales et tempérées, les prairies, les savanes, les landes, les cultures. D'une incomparable diversité dans leur appareil végétatif comme dans leurs fleurs, beaucoup sont aptes à coloniser les milieux les plus hostiles. Elles peuvent aussi acquérir les plus grandes dimensions : les *Eucalyptus regnans* de Tasmanie dépassent 130 mètres, les énormes Baobabs africains, au tronc de plusieurs dizaines de mètres de circonférence, sont des Angiospermes ; en font aussi partie les somptueuses Orchidées, le Chêne et le Roseau, le Blé, comme le Maïs ou la Pomme de terre...

☞ Monocotylédones et Dicotylédones

Toutes les plantes à fleurs dérivent d'un ancêtre commun, comme le confirment les études récentes et forment ainsi ce que l'on nomme un groupe « monophylétique » : les Angiospermes.

On distingue généralement parmi les Angiospermes, celles dont l'embryon a deux ébauches de feuilles, ou cotylédons (**Dicotylédones**) et celles où il n'en a qu'un (**Monocotylédones**). Il n'est cependant pas besoin, en général, de disséquer une graine pour reconnaître ces deux classes. Sauf quelques exceptions :

- les Dicotylédones ont généralement des feuilles à nervures ramifiées, des fleurs de « type 5 » (pièces florales, sauf les carpelles, par 5 ou multiples de 5) ou de « type 2 » ; ce sont des herbes, des buissons ou des arbres ramifiés, capables d'épaissir leur tronc au cours des années, par production de bois ;
- les Monocotylédones ont généralement des feuilles à nervures parallèles, à mode de croissance original, des

fleurs de « type 3 », un système racinaire adventif relayant rapidement la racine ; ce sont rarement des plantes arborescentes et dans ce cas, leur tige (on parle de stipe) est généralement simple et ne s'épaissit pas au cours des années (type : Palmier), à l'exception des Yuccas et des Dragonniers (*Dracaena*), mais qui cependant ne produisent pas de véritable bois.

L'analyse cladistique fondée sur les caractères traditionnels en particulier morphologiques, et sur les séquences de plusieurs gènes, montre que les Monocotylédones forment un groupe monophylétique. Il n'en est pas de même pour les Dicotylédones où se distinguent deux groupes : d'une part les *Eu-Dicotylédones*, caractérisées entre autres par un pollen à trois pores germinatifs, d'autre part un ensemble de familles (Paléohérbes : Nymphéacées, Cératophyllacées, Aristolochiacées...) et Magnoliidées (ex : les *Magnolia*), qui, comme les Monocotylédones, ont un pollen à un seul pore germinatif.



☞ **Un Costus**, plante tropicale de la famille des Gingembres montre des feuilles à nervures parallèles, caractère très fréquent chez les Monocotylédones.



☞ **Une feuille de Saule**, à nervures en réseau : caractère de la plupart des Dicotylédones.

☞ **Miracle, volonté de la plante ou nécessité du hasard ?**

Comment comprendre la coïncidence, que l'on peut juger miraculeuse, entre la fermeture de l'ovaire et l'existence du stigmate, nécessaire à la fixation du pollen, donc à la fécondation? Certains supposent (ou laissent supposer) que la plante referme son ovaire «en vue» de la protection de ses ovules, et «invente» le stigmate «pour» assurer sa descendance. On emploie aussi, et à propos de nombreuses autres adaptations des végétaux, le terme de «stratégie». Pris à la lettre, ce terme militaire supposerait une «réflexion» de la plante en vue d'assurer sa survie. Mais le hasard n'aurait-il pas eu sa part dans le succès des plus célèbres réussites stratégiques?

Cette façon de présenter les choses, en considérant que le végétal raisonnerait comme l'Homme (anthropocentrisme, cf. chap. 1) et aurait le pouvoir de transformer lui-même son organisme, n'est qu'une image caricaturale du génie des végétaux. Force est de constater qu'une plante à ovaire clos ne peut exister si le pollen n'atteint l'ovule par un moyen quelconque; le stigmate (ou tout autre dispositif capable de fixer le pollen à proximité de l'ovaire) est donc indispensable, à moins que la

plante ne se passe de reproduction sexuée, ce qui a d'autres conséquences. On peut se demander si, au contraire, la possession du stigmate n'a pas permis la fermeture de l'ovaire, ce que semblent montrer certains végétaux fossiles. Saurons-nous jamais comment ils se sont formés? La grande variabilité génétique des végétaux, démontrée par l'observation et par l'expérimentation, permet de supposer que le hasard a pu présider à l'apparition de ces particularités chez certains, assurant leur suprématie dans la concurrence avec les autres plantes: ce sont elles qui maintenant dominent le monde végétal. Cette interprétation de l'évolution – sélection par le milieu de caractères génétiques apparus fortuitement – est dite néo-darwinienne, car elle a pour base les idées de Charles Darwin (*De l'origine des espèces*, 1859) mais s'appuie sur la découverte ultérieure des mécanismes de la variation génétique. Elle est résumée par le titre du livre de Jacques Monod (1970) : *Le hasard et la nécessité*. Bien que discutée, la théorie néo-darwinienne semble être celle qui rend le mieux compte de l'évolution, au moins chez les végétaux.

Les Gymnospermes ont-elles des fleurs ?

D'assez nombreux Spermaphytes (le Pin, le Cyprès) présentent le même appareil végétatif que les espèces précédentes (racines, tiges et feuilles, celles-ci souvent de formes particulières, en aiguilles et en écailles). Leurs organes reproducteurs, unisexués, sont très différents des véritables fleurs: ce sont des ensembles d'écailles insérées sur un axe, nommés strobiles. Les strobiles mâles, producteurs de pollen, sont petits et caducs, les strobiles femelles porteurs d'ovules sont persistants, en cônes (la pomme



☞ **Les jeunes strobiles mâles (pendants) et femelles du Mélèze**: ils s'opposent par leur orientation et leurs couleurs; dressés et rouges, ils portent les ovules, ce sont eux qui deviendront les petites «pomes de Mélèze» brunes et arrondies.



☞ **Rameau de Pin**, porteur de strobiles femelles de trois générations (pomes de Pins) et de très petits strobiles mâles (sur le rameau à l'arrière-plan).

de Pin) ou globuleux (Cyprès, Genévrier). Ces ovules ne sont pas enfermés dans un ovaire clos; ils sont simplement fixés à la surface d'écailles; le stigmate est absent. Le pollen peut ainsi atteindre directement l'ovule (il y pénètre cependant par un tube pollinique). À maturité, la graine n'est pas totalement enfermée dans un fruit. Ainsi, la pomme de Pin libère ses graines par le simple écartement de ses écailles dû à la sécheresse. Ces plantes à graines «nues» sont appelées Gymnospermes⁸.

La plupart des Gymnospermes sont des arbres porteurs de cônes (Conifères), majoritairement pourvus d'un feuillage persistant, ils constituent de vastes forêts, surtout dans les régions froides ou sèches du monde (zone subarctique, montagnes...). Ils peuvent atteindre des dimensions ou un âge considérables: les Séquoias de l'Ouest

américain dépassent la centaine de mètres. Un *Taxodium mexicanum* de Santa Maria del Tulé près d'Oaxaca (Mexique) semble battre les records de longévité: il aurait entre quatre mille et six mille ans. La rusticité et la rapidité de croissance de nombreux conifères ont incité à les planter massivement hors de leur aire naturelle de répartition.

On place souvent dans les Gymnospermes des plantes d'aspect très différent de celui des Conifères. Citons les Cycas à l'aspect de Palmier, le Ginkgo, arbre qualifié de «fossile vivant», ou des plantes de taille plus modeste: les *Ephedra* de nos dunes littorales ou l'énigmatique *Welwitschia* des déserts du Sud-Ouest africain.

Les plantes précédemment citées ont en particulier plusieurs singularités de leur reproduction. Les Cycas et Ginkgo ont des spermatozoïdes ciliés, nageurs, et n'ont pas de véritable



 **Le Cycas**, fossile vivant, se reproduit comme ses ancêtres de la fin de l'ère primaire. Au centre de sa couronne de feuilles lui donnant l'aspect de Palmier, cet individu femelle montre de gros ovules oranges portés par des feuilles transformées. Il ne s'agit pas de graines.



 **Rameau de Ginkgo femelle porteur d'ovules.** La forme de ses feuilles en éventail, rappelant celles de la Fougère *Adiantum* [Capillaire des murailles] lui vaut le nom anglais de *maiden-hair tree* («arbre à capillaire»).



 **Énigme végétale par sa forme**, sa longévité millénaire, sa résistance au climat désertique, et sa reproduction à la frontière des Gymnospermes et des Angiospermes, le *Welwitschia mirabilis* («admirable, merveilleux») survit exclusivement dans le désert de Namibie.



☞ **L'*Ephedra***, à la frontière des Angiospermes et des Gymnospermes. Les pieds femelles colorent de pourpre certaines dunes du littoral atlantique : ce sont des écailles charnues protégeant les graines qui prennent cette couleur.



☞ **L'ovule des *Ephedra***, étroitement enserré dans des écailles vertes, est prolongé par un « faux stigmate » captant le pollen par une goutte visqueuse.

graine déshydratée. Chadefaud et Emberger (1960) ont proposé pour eux le nom de Préspermaphytes, groupe incluant de nombreux végétaux fossiles, comme les « Fougères à graines » (Ptéridospermées) de la flore carbonifère (cf. chap. 6). La position de ces végétaux dans l'actuelle classification phylogénétique est encore controversée.

Quant aux *Ephedra* et *Welwitschia*, ce sont des Chlamydospermes (« à graines chemisées ») ou Gnétophytes (du nom d'un troisième genre proche des deux précédents : *Gnetum*). Leur position a été longtemps incertaine et reste source de discussions : ils ont été présentés comme un groupe frère des Angiospermes, ce qui justifiait le non monophylétisme des Gymnospermes. Des études récentes ont néanmoins démontré que, contrairement aux apparences, les Gnétophytes étaient un groupe frère des Pinacées, ce qui a pour conséquence de rendre monophylétique le groupe des Gymnospermes actuels ! Belle leçon de modestie à méditer !

Les Fougères et plantes alliées (Ptéridophytes)

Nous voici de nouveau en terrain familier, avec les Fougères, végétaux où l'on peut reconnaître racines, tiges et feuilles, même si leur forme et leur structure sont souvent originales. Cependant, inutile d'en attendre la floraison : elles n'ont ni ovule ni graine. Jusqu'au XIX^e siècle, les botanistes, les opposant aux Phanérogames (plantes à fleurs) les plaçaient, avec tous les autres végétaux sans fleurs, dans le vaste ensemble des Cryptogames. Ce dernier terme signifie « mariage caché », les organes sexués de ces plantes étant considérés comme moins apparents que ceux des plantes à fleurs. Les anciens Grecs appelant *Pteris* les Fougères, ces plantes, et celles qui leur sont proches, ont été nommées Ptéridophytes. Leurs feuilles, contrairement à celles des plantes à fleurs, portent des organes reproducteurs, sous forme de sporanges, sacs microscopiques, parfois en amas ou sores. Les sporanges s'ouvrent en libérant des spores, cellules inertes entourées d'une paroi épaisse, formées par méiose : elles ont deux fois moins de chromosomes que la Fougère adulte (voir l'encadré p. 39).



 **Jeunes frondes en crosses de Scolopendre** (*Phyllitis scolopendrium*).



 **Woodwardia radicans, Fougère atlantique**, montre des groupes de sporanges orangés sous les divisions de ses frondes. Par transparence, observez la ramification caractéristique des nervures, en fourches successives, chez les Fougères.

À la différence des graines, les spores ne renferment pas d'embryon (elles sont unicellulaires). En outre, leur germination donne une plante très différente de la plante-mère. Il s'agit d'un minuscule et fragile organisme (généralement de moins de 1 cm), sans organes végétatifs distincts, le prothalle. À la surface de celui-ci se forment des organes microscopiques globuleux, les anthéridies. Celles-ci laissent échapper des cellules mobiles, flagellées, sans chlorophylle, ressemblant à des cellules animales, autrefois nommées «anthérozoïdes» et actuellement «spermatozoïdes». Ce sont en effet des gamètes mâles : au cours de leur nage erratique dans l'eau de pluie baignant le prothalle, ils vont s'unir à une cellule femelle, ou oosphère, contenue au sein du prothalle dans une sorte de flacon, l'archégone, qui diffuse des sucres attractifs pour le gamète mâle. La fécondation de l'oosphère par un spermatozoïde est dite aquatique car elle nécessite de l'eau libre. La cellule-œuf (à $2n$ chromosomes) qui en résulte se développe en un embryon, à l'origine de la plante adulte porteuse de sporanges.

Comme le prothalle porte des organes générateurs de gamètes, il est nommé **gamétophyte**, par opposition à la plante adulte qui, donnant des spores constitue le **sporophyte**. Ces deux termes vont bientôt nous resservir.

Si nous avons détaillé ce cycle, apparemment compliqué, c'est qu'il existe en fait chez la plupart des plantes, avec des modalités très diverses, et qu'il joue un rôle essentiel dans la vie et l'évolution des végétaux.

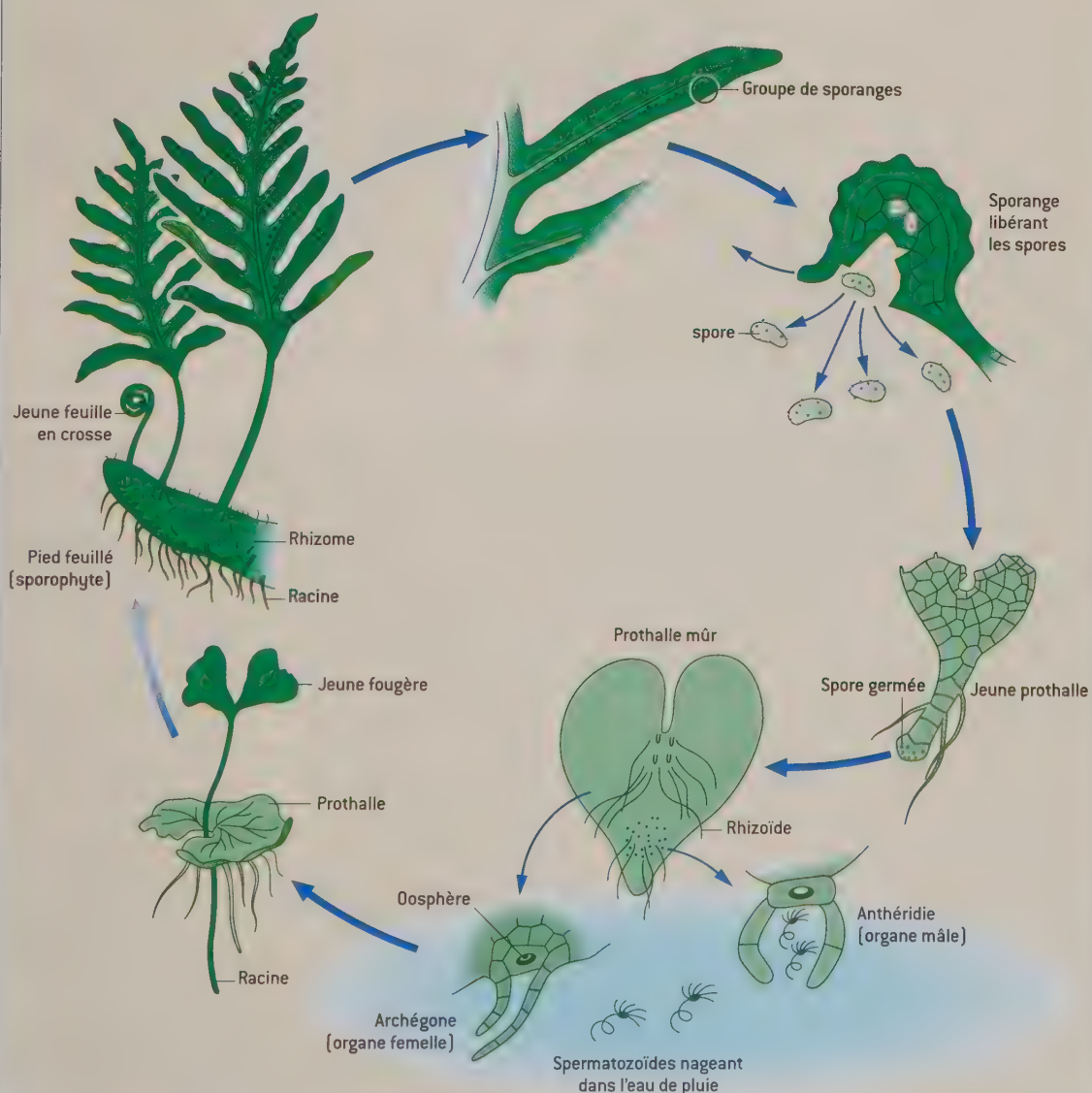
Les Ptéridophytes sont aujourd'hui principalement représentés par les Fougères, aux feuilles généralement très développées, par des plantes à feuilles très petites comme les

L'alternance des phases chromosomiques

L'alternance des phases chromosomiques, qui concerne la plupart des êtres vivants, est particulièrement nette chez les Fougères. Les cellules de la plante feuillée (le sporophyte) portant les sporanges possèdent un certain nombre de chromosomes (conventionnellement représenté par $2n$). Dans le sporange, certaines cellules forment après une méiose (division réductionnelle), des spores ne possédant que la moitié (n) du nombre initial de chromosomes. Les cellules issues de la spore (le prothalle ou gamétophyte) sont donc toutes à n chromosomes, de même que les gamètes qui en sont issus. La fusion des deux gamètes

mâle et femelle (fécondation) donne une cellule (zygote) ayant le nombre double de chromosomes ($2n$) et à l'origine d'un nouveau sporophyte.

La méiose, suivie de la fécondation, a pour effet fondamental de redistribuer le patrimoine génétique au sein des populations de chaque espèce et d'y maintenir ainsi la variabilité nécessaire à la survie d'au moins une partie des individus en cas de modifications de l'environnement (climat...) ou biologique (apparition d'espèces concurrentes, parasites, prédatrices...). Il s'agit de l'un des mécanismes essentiels de l'évolution.



Cycle de reproduction d'une Fougère (le Polypode). Vert clair: phase n chromosomes, vert foncé: phase $2n$.



Sur la terre humide, dénudée, prothalle translucide, plaqué au sol, d'une très jeune Fougère dont les premières feuilles sont dressées et triangulaires. La forme définitive de la plante sera acquise plus tard.

Lycopodes, les Sélaginelles, enfin par les Prêles, aux tiges portant des collerettes d'écailles représentant des feuilles... Ce sont des végétaux de taille modeste, à l'exception des Fougères arborescentes des régions tropicales humides, paradis des Ptéridophytes. Si le nombre de leurs espèces est très inférieur à celui des plantes à fleurs, il n'en fut pas de même durant la seconde moitié de l'ère primaire (voici 380 à 250 millions d'années), surtout au Carbonifère où les continents étaient peuplés d'opulentes forêts de Ptéridophytes, associés à de nombreux Préspermaphytes, à l'origine de la formation de la houille.

Les Ptéridophytes actuels ne constituent pas un groupe monophylétique. On reconnaît parmi eux les **Lycophytes** (Lycopodes et Sélaginelles), les **Équisétophytes** (Prêles), et les **Filicophytes** (Fougères) parmi lesquels certains (les



Épi fertile de Prêle (*Equisetum telmateia*): en coupe longitudinale apparaissent les sporanges, contenant des spores vertes.



 **Un rare Lycopode des landes tourbeuses** (*Lycopodiella inundata*, dans le Cotentin). Il ne s'agit pas d'une Mousse, comme l'attestent la possession de racines et la présence de sporanges à l'aisselle de certaines feuilles.

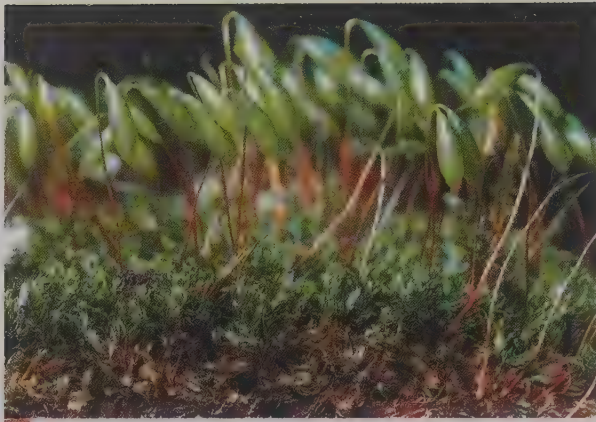
Hydroptéridales ou Fougères aquatiques) produisent deux sortes de spores à la façon des Sélaginelles. Quant au genre *Psilotum*, il s'avère proche de certaines Fougères (les Ophioglossacées), malgré sa ressemblance avec les *Rhynia*, premiers végétaux terrestres du Dévonien ! Un exemple frappant de convergence évolutive...

Les Mousses et plantes voisines (Bryophytes)

Les **Mousses**, végétaux verts beaucoup plus modestes par leurs dimensions (la plupart n'ont que quelques centimètres de hauteur), sont souvent abondantes au point de recouvrir le sol des forêts, des prairies marécageuses, des tourbières... Ce sont les représentants les plus communs des **Bryophytes**, un groupe de végétaux dont la tige feuillée pourrait rappeler celle d'un Ptéridophyte à petites feuilles, par exemple un Lycopode. La tige feuillée des Mousses est cependant dépourvue des tissus complexes possédés par les plantes précédentes. Les racines sont absentes, et seuls de fragiles prolongements cellulaires



 ***Psilotum triquetrum***, Ptéridophyte tropical aux rameaux chlorophylliens sans feuilles, porteurs de sporanges jaunes. Les *Rhynia* du Dévonien (cf. chap. 7) avaient sans doute un aspect semblable.



La Mousse *Bryum capillare* vit sur les vieux murs; ses feuilles, ici crispées (période sèche), s'étalent avec la pluie. Ses capsules sont inclinées vers le sol, prêtes à libérer leurs spores.



Les organes reproducteurs de ce *Marchantia*, une Hépatique à thalle, sont portés par des sortes d'ombrelles très spectaculaires.



***Anthoceros* sur des rochers siliceux humides.** Ces Bryophytes ont divers caractères qui les rapprochent des Algues vertes et aussi des Ptéridophytes. On voit ici leurs sporophytes dressés [2 à 4 cm] portés par un thalle chlorophyllien.

(rhizoïdes) fixent la tige au sol. Durant les saisons humides, la mousse feuillée donne naissance à son sommet à des organes sexuels, archégones (femelles) et anthéridies (mâles). Malgré leur forme un peu différente, ils ont les mêmes fonctions et donnent des gamètes comme ceux que porte le prothalle des Fougères, la pluie assurant la fécondation aquatique de l'oosphère.

La tige feuillée des Mousses engendrant les gamètes représente donc le *gamétophyte*. L'œuf résultant de la fécondation de l'oosphère se développe en une sorte de tige nue dilatée à son sommet en une urne surmontée d'une « coiffe », reste de l'archégone. Au sein de cette urne (la « capsule ») se forment des spores par méiose : cette tige et l'urne qu'elle porte représente donc le *sporophyte*. Celui-ci comporte quelques tissus rudimentaires, mais n'a aucun organe homologue de ceux des plantes précédentes. Il n'a même plus aucune autonomie : il est porté et nourri par le gamétophyte. En dépit de la différence considérable de formes entre Fougères et Mousses, on retrouve donc chez elles la même alternance entre sporophyte à $2n$ chromosomes et gamétophyte à n chromosomes.

Chez les Mousses et les plantes voisines (Bryophytes), la germination d'une spore redonne le gamétophyte, autonome et chlorophyllien. Celui-ci n'est pas toujours constitué d'une tige feuillée ; c'est une simple lame chez les Hépatiques dites « à thalle » (exemple les Fégatelles, abondantes sur les berges humides des ruisseaux forestiers). Les Hépatiques sont réunies aux Mousses par la similitude de leurs cycles reproducteurs.

Remarquons que tous les végétaux que nous venons de passer en revue présentent des organes reproducteurs très comparables assurant la production des gamètes : ce sont les anthéridies (mâles) et les archégones (femelles). On choisit d'appeler ce grand groupe : les **Archégoniates**, terme actuellement supplanté dans la nomenclature moderne par celui d'**Embryophytes**. L'em-

bryon se développe sur le gamétophyte qui lui a donné naissance (prothalle des Fougères ou gamétophyte des Mousses et des plantes à fleurs) et à ses dépens.

Les Algues, un ensemble chlorophyllien hétérogène

Employé chez les Hépatiques, le terme de « thalle » désignait plus généralement, dans la botanique ancienne, un organisme végétal dépourvu de racines, tiges, feuilles..., organes caractérisant les plantes dites « supérieures ». Ce terme est encore utilisé à propos de tous les végétaux suivants, nommés naguère les *Thallophytes*, véritable groupe « fourre-tout » dans lequel on retrouvait les Algues et les Champignons.

Le terme « Algue » évoque dès l'enfance, avec le souvenir des vacances, celui d'un végétal brunâtre et glissant revêtant les rochers du littoral. Pour beaucoup, les Algues ont une vie aquatique, généralement marine. Les Fucus, comme les Laminaires, découverts à marée basse sur les côtes rocheuses de la Manche ou de l'Atlantique et constituants du « goémon », sont connus de tous. La différence d'aspect de ces Algues avec les plantes précédentes est évidente, même si parfois certaines, comme les Sargasses, prennent l'allure de plantes feuillées. Le mot « thalle » souligne l'absence de tout ce qui pourrait rappeler l'organisation des autres végétaux chlorophylliens.

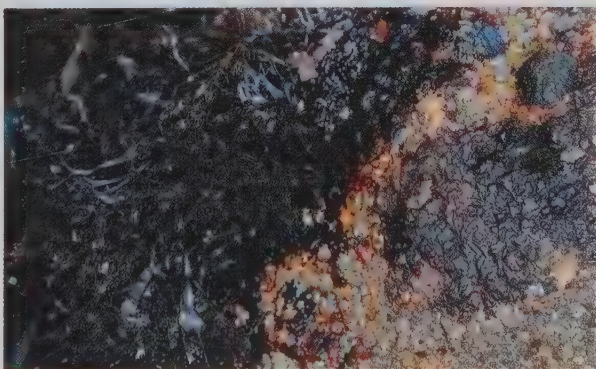
Ces Algues de l'estran rocheux ne sont que la partie visible d'un monde végétal foisonnant, d'une incroyable diversité de formes, d'organisation, de reproduction et de composition chimique. À côté de géantes comme les *Macrocystis* des mers australes, dépassant 30 mètres, nombre d'Algues, notamment dans les eaux douces sont microscopiques, voire unicellulaires (cf. chap. 1). Beaucoup sont marines, mais les espèces d'eau douce ne sont pas moins nombreuses. Certaines enfin sont terrestres, comme les



Le Fucus denté (*Fucus serratus*) sur les rochers de l'estran. Il croît au-dessous des autres Fucus et au-dessus des Laminaires.



Aux grandes marées basses, sur les côtes rocheuses bretonnes apparaissent les Laminaires (ici *Laminaria hyperborea*) ; à droite, elles laissent la place à diverses Algues rouges.



Les croûtes rouge sombre sur ce rocher et les thalles en lames dichotomes visibles sur cette photo représentent deux aspects d'une même espèce d'Algue rouge ! Ils sont si différents qu'ils ont été décrits sous deux noms : *Petrocelis cruenta* est le sporophyte encroûtant du *Mastocarpus stellatus*, le gamétophyte.

Trentepohlia. De même, la «poussière» verte qui colore le tronc des arbres dans les bois humides est faite d'Algues microscopiques, souvent associées à des Champignons: elles forment alors des *Lichens*, organismes de très grande importance écologique (cf. chap. 6).

Toutes les Algues sont chlorophylliennes, mais de couleurs variées. Placé dans de l'eau bouillante, un fragment de goémon voit sa couleur passer du brun au vert; l'étude chimique montre qu'il s'agit bien de chlorophylle, masquée sur l'Algue vivante par des pigments bruns⁹. D'autres pigments rouges, bleus, jaunes... imposent souvent leur couleur, d'où la distinction classique entre les Algues rouges, brunes, vertes, seules ces dernières laissant apparaître leur chlorophylle.

Les études modernes de génétique moléculaire ainsi que la compréhension de l'origine des chloroplastes (cf. chap. 6) ont bouleversé de manière étonnante l'ensemble «Algues»¹⁰. Cet ensemble de végétaux est en fait très hétérogène: ils ont évolué en plusieurs lignées indépendantes, qui comportent aussi des organismes traditionnellement classés dans d'autres groupes, notamment chez les Champignons et les Procaryotes. Les Algues ne sont donc pas une catégorie taxonomique, mais un concept descriptif d'usage commode.

Un premier groupe est celui des Cyanobactéries ou Cyanophytes. Autrefois nommées «Algues bleues» ou «Cyanophycées», elles avaient été rapidement exclues des «vraies Algues» en raison de leur nature procaryotique (cf. chap. 1). Les algologues peuvent cependant les revendiquer sans état d'âme, puisque même les Algues eucaryotes ne forment plus une catégorie taxonomique homogène!

Dix groupes d'Algues eucaryotes sont actuellement reconnus, répartis par les spécialistes en sept grandes lignées évolutives. Parmi les principales, la plus ancienne date de 1,5 milliard d'années, c'est celle des Algues rouges (les Rhodophytes ou Rhodobiontes). Elles ont un ancêtre commun avec les Algues vertes (Chlorophytes), lesquelles sont parentes des plantes vertes supérieures (Embryophytes ou Archégoniates). Tout cet ensemble forme ce que l'on appelle maintenant la «lignée verte» (voir l'arbre phylogénétique p. 26). Quant aux Algues brunes de nos rivages (les Phéophycées), elles appar-

Groupe	Pigments	Plastes Enveloppes et origine	Description et exemples
Rhodophytes Algues rouges	Chlorophylle a phycobiliprotéines	2 membranes Origine: cyanobactérie	Algues souvent pluricellulaires, cellules jamais flagellées: <i>Porphyra</i> , <i>Polysiphonia</i>
Chlorophytes Algues vertes	Chlorophylles a et b	2 membranes Origine: cyanobactérie	Algues uni- ou pluricellulaires: <i>Chlamydomonas</i> , <i>Spirogyra</i> , <i>Ulva</i> , <i>Chara</i>
Phéophytes Algues brunes	Chlorophylles a et c Fucoxanthine	4 membranes Origine: algue rouge	Algues pluricellulaires: <i>Fucus</i> , <i>Laminaria</i>
Bacillariophytes =Diatomées	Chlorophylles a et c	4 membranes Origine: algue rouge	Algues unicellulaires à enveloppe siliceuse: <i>Navicula</i>
Euglénophytes = Euglènes	Chlorophylles a et b	3 membranes Origine: algue verte	Algues unicellulaires flagellées: <i>Euglena</i>
Dinophytes = Dinoflagellés	Chlorophylles a et c	3 membranes Origine: algue verte ou rouge ?	Algues flagellées. Responsables de certaines marées toxiques [<i>Dinophysis</i>]



Quelques-uns des principaux groupes d'Algues eucaryotes, illustrés par les photographies de la page précédente, et caractérisés par les pigments photosynthétiques et les caractères de leurs plastes (cf. chap. 4). [D'après M.-A. Selosse.]

Un tout petit monde dans l'océan immense : le picoplancton

Le plancton est l'ensemble des êtres vivants, le plus souvent de petite taille, qui flottent librement dans les eaux. Parmi eux les organismes photosynthétiques forment le phytoplancton, ce sont des « Algues » et des Cyanobactéries. Malgré leur petite taille, ces organismes jouent un rôle fondamental dans le milieu marin, en étant à la base des chaînes alimentaires. On a découvert depuis une vingtaine d'années le picoplancton dont les constituants ne mesurent que de 0,2 à 2 micromètres et la surprise fut grande d'y trouver les plus petites cellules connues pourvues d'un noyau (eucaryotes) ! De très nombreuses nouvelles espèces ont été décrites, appartenant à des groupes d'Algues connus comme les Chrysophycées, mais aussi des espèces inclassables, pour lesquelles les études moléculaires ont montré qu'il était justifié de créer un nouveau groupe, proche des Diatomées, celui des Bolidophycées. Ces

cellules découvertes en 1999, de 1,2 micromètre de diamètre sont pourvues de flagelles et se déplacent (comme des bolides...) à la vitesse record de 1 mm par seconde... d'où leur nom !

C'est dans le picoplancton que l'on a découvert en 1988 l'organisme photosynthétique le plus abondant de la planète : *Prochlorococcus marinus*. C'est une Cyanobactérie (0,6 micromètre) qui joue un rôle important dans la production de l'océan. Sa densité peut atteindre 100 millions de cellules par litre d'eau et on peut le rencontrer jusqu'à 150 mètres de profondeur dans les régions tropicales.

Quant au plus petit eucaryote connu, découvert en 1999, il mesure 0,8 micromètre seulement, c'est une algue unicellulaire abondante dans l'étang de Thau où elle constitue l'essentiel du phytoplancton : *Ostreococcus tauri*. On la classe dans les Prasinophycées, à la base des Chlorophytes.

tiennent à une toute autre lignée, dite « lignée brune », qui comporte aussi des Algues microscopiques comme les Diatomées ou les Chrysophycées, ainsi que des organismes autrefois placés parmi les Champignons (Oomycètes par exemple, dont les célèbres agents des mildious tel celui de la Pomme de terre, *Phytophthora infestans*).

La reproduction des Algues se présente sous des aspects extrêmement variés, voire étonnants, dans l'alternance des générations. Les Ulves (Algues vertes), par exemple, sont représentées au sein d'une même espèce par trois sortes de thalles morphologiquement identiques ; certains, haploïdes, donnent des gamètes soit mâles soit femelles : ce sont des gamétophytes ; d'autres, diploïdes sont des sporophytes. Les amples thalles des Laminaires (Algues brunes), qui marquent massivement le paysage lors des marées de vives-eaux, sont des sporophytes, alors que leur gamétophyte est réduit à un filament microscopique constitué de quelques cellules.

Ces différences d'aspect et de cycles reproductifs se retrouvent chez de nombreuses Algues rouges. Ainsi chez le *Mastocarpus stellatus*, c'est le gamétophyte qui est récolté à marée basse, pour en extraire certains gélifiants (carraghénanes). Le sporophyte se présente comme une croûte rouge qui incruste les coquilles ou les rochers et qui est tellement différent qu'il fut décrit sous un autre nom : *Petrocelis cruenta* ! (voir photo p. 43).

Beaucoup d'Algues rouges présentent par ailleurs dans leurs cycles de reproduction trois générations différentes¹¹ !

Les Champignons, un monde à part, encore plein de mystères

Intuitivement connus, les Champignons, sur lesquels nous n'insisterons pas longuement puisqu'ils sont en marge du règne végétal, ne rappellent en rien l'organisation des plantes supérieures. Le mot thalle est commode pour exprimer ce que leurs



Bien que formé d'un simple enchevêtrement de filaments, le « chapeau » [carpophore] de ce Bolet est construit selon une forme déterminée [spécialisation morphologique] ; ses riches coloris révèlent également la différenciation biochimique de certaines de ses cellules. Le monde des « Bolets », champignons forestiers aux minces tubes serrés sous le chapeau où se forment les spores, compte un nombre important de genres et d'espèces, chacune souvent associée à une essence forestière déterminée [cf. chap. 6].

formes ont d'original, de même que l'ancien terme de Thallophytes pour les rapprocher des Algues. Parfois verts, ils n'ont cependant jamais de chlorophylle. Leurs cellules ont presque toujours une enveloppe rigide, mais, chez beaucoup, cette paroi contient de la chitine, ce qui les rapproche des animaux (Crustacés, Insectes...). Tous ces caractères, et bien d'autres, souvent étonnants, conduisent à les placer dans un règne autonome, ni animal, ni végétal... Ils apparaissent dans les classifications phylogénétiques à côté des animaux dans un groupe nommé « opisthochontes » (voir p.26 l'arbre phylogénétique des Eucaryotes).

Les Champignons des bois et des prés qui nous sont familiers (Bolets, Chantrelles, Morilles...) ne représentent que la partie visible d'un monde immense et encore largement inconnu : les formes microscopiques cachées dans les sols sont de beaucoup les plus nombreuses. Si l'absence de chlorophylle leur permet de supporter le défaut de lumière, elle les oblige à se nourrir

aux dépens d'autres êtres, vivants ou morts (nous verrons comment chap. 5). Disons tout de suite qu'à côté de redoutables parasites, responsables de maladies cryptogamiques ravageant les cultures (oïdiums, rouilles...), un grand nombre d'autres jouent un rôle essentiel dans la biosphère et même dans l'alimentation humaine (levures, moisissures des fromages...). Leur génie multiforme apparaîtra souvent dans les prochains chapitres.

Classification sommaire des Champignons

Mycophytes : pas de cellules flagellées ; la plupart sont terrestres, saprophytes, parasites ou symbiotes (cf. chap. 5 et 6).

- **Ascomycètes** (spores formées à l'intérieur de cellules : asques). Exemple : Truffes, Morilles, mais aussi *Penicillium*, Levures... Formes microscopiques souvent associées à des Algues, donnant des Lichens (cf. chap. 6).
- **Basidiomycètes** (spores à l'extrémité de pointes au sommet de cellules : basides). Exemple : Champignon de couche, Bolets, Amanites... Souvent associés aux racines de plantes supérieures, en formant des mycorhizes (cf. chap. 6). D'autres sont parasites (Rouilles...).
- **Zygomycètes** (formés de filaments en tubes non cloisonnés). Exemple : la Moisissure blanche ou *Mucor*.

Phycophytes : espèces microscopiques possédant des cellules flagellées, nageuses.

- **Phycomycètes :** la plupart parasites, agents de très nombreuses maladies cryptogamiques (exemple les Mildious) ; maintenant rattachés à la « lignée verte » (voir p. 26).
- **Myxomycètes :** surtout forestiers, vivant sur le bois en décomposition. Proches des animaux unicellulaires, ils se déplacent lentement, capturent des proies microscopiques.

3 Le génie de la fleur

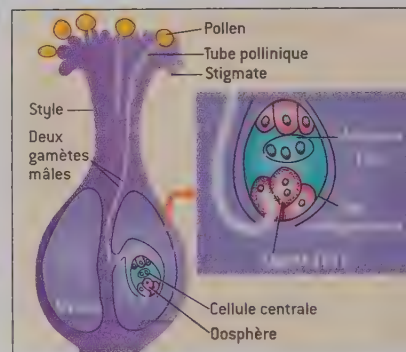
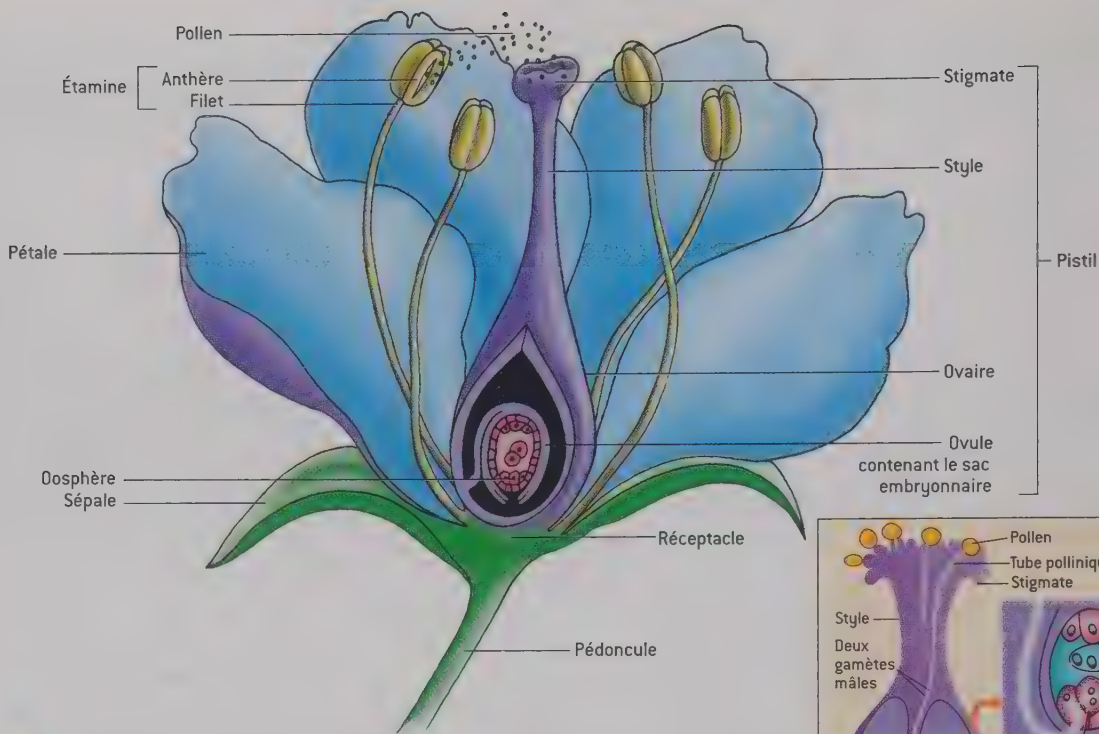
Pour les anciens botanistes, qui ne connaissaient pas encore les mystères complexes présidant à la fécondation des végétaux à graines, les Phanérogames (ou plantes à fleurs) étaient les plantes « à mariage visible » dont le signe est la fleur. En fait, ce que chacun reconnaît intuitivement comme une fleur, aux couleurs vives tranchant sur le vert de l'appareil végétatif, n'est généralement que l'enveloppe, nommée *périanthe*, de ses organes sexuels. Quand le périanthe est vert, ou même quand il est absent, ce qui n'est nullement exceptionnel, la présence de fleurs est souvent ignorée du non-botaniste.

Étamines et carpelles (ou pistils) assument l'essentiel de la fonction reproductrice de la fleur. Il faut pour cela que le pollen (producteur des gamètes mâles) atteigne le stigmate et suive un chemin souvent long, en tout cas plein de périls (nous l'évoquerons plus loin) afin d'assurer la fécondation des ovules (contenant les cellules femelles). Les autres organes de la fleur, notamment le périanthe, jouent à cet égard un rôle souvent décisif.

La diversité de la fleur est sans limites : constatons d'abord le fait, avant de nous interroger sur le bénéfice que la plante peut en tirer pour sa survie.



 Floraison de *Protea repens*, une représentante spectaculaire d'une famille endémique d'Afrique du Sud.



Pollinisation et fécondation d'une fleur d'Angiosperme. Les sépales, les pétales, les étamines et les carpelles sont répartis sur quatre cercles concentriques, les verticilles, autour de l'axe de la fleur.

Débauche de formes et de couleurs

Limitons-nous pour l'instant aux fleurs « colorées », dont un exemple en a été donné au chapitre précédent. La plupart possèdent un périanthe immédiatement apparent. Celui-ci est souvent double : son enveloppe extérieure, seule visible dans le bouton floral, est le *calice*, dont chaque pièce est un *sépale*. Vers l'intérieur apparaît la *corolle*, formée de *pétales*; le calice lui-même étant généralement vert, la corolle constitue le principal



Si la corolle est souvent la plus colorée chez la Bruyère (a. *Erica ciliaris*), le calice « pétaloïde » prend le relais chez la Callune (b. *Calluna vulgaris*), la Clématite des Alpes (c. *Clematis alpina*), alors que chez les Anémones (d. *Pulsatilla vulgaris*) ce sont deux cycles de trois tépales.



La corolle en damier est une singularité de plusieurs espèces de Fritillaire [ici, celle du Dauphiné *Fritillaria tubiformis*].



Chez la Gesse printanière [*Lathyrus vernus*], les fleurs d'abord pourpres deviennent bleues, après pollinisation.

élément bien visible de la fleur. Chez certaines (celles de la Tulipe, des Iris...), sépales et pétales sont de même couleur (et non verts) : on parle alors de *tépales*.

La somptueuse beauté de nombreuses floraisons, l'étonnant aspect, sous la loupe, de certaines corolles minuscules, tiennent d'abord à la diversité des couleurs, toutes représentées (y compris le blanc, qui associe la totalité du spectre visible, l'ultraviolet, que seuls distinguent certains Insectes et Oiseaux, et parfois le noir...). Dans ce dernier cas, la lumière



Qui croirait que la fleur de l'Orchidée *Ophrys tenthredinifera* méditerranéen, à gauche, est bâtie sur le même plan que celle de *Dendrobium spectabile* [Orchidée de Nouvelle-Guinée] ?

solaire est totalement absorbée: la teinte des pétales résulte presque toujours de la réflexion de certaines longueurs d'onde, non de couleurs d'interférences comme chez nombre de Papillons. La structure des pièces florales donne parfois un aspect particulier à la fleur: blanchâtre éclatante du Nénuphar, lustre des pétales de Renoncules, velours des Ophrys...

Les pétales sont monochromes ou associent les couleurs les plus diverses: lavis discret, taches bigarrées, cocardes, habits rayés, et même à carreaux chez les Fritillaires. Les fleurs d'une même espèce (la Pensée des Alpes, l'Iris nain, l'Orchis sureau...) peuvent présenter une extrême diversité de couleurs selon les individus. Chez certaines plantes, notamment (mais non exclusivement) les Boraginacées (Grémils, Pulmonaires...), la corolle passe du rouge au bleu au cours de son développement. Cette modification de couleur, due à une alcalinisation des vacuoles, est accompagnée du tarissement du nectar. Les insectes butineurs évitent les visites infructueuses des fleurs bleues, et se concentrent sur les fleurs rouges non encore pollinisées. Chez la Primevère de Chine, c'est la température qui règle sa couleur, du blanc (températures élevées) au rouge (températures basses).



Un exemple de fleur à symétrie étoilée [«régulière» ou «actinomorphe»]: des Tulipes [fleurs à 6 «tépales»].



Fleur zygomorphe [présentant un plan de symétrie] de Mélitte [*Melittis melisophyllum*]. Cette belle Lamiacée fleurit les lisières de la chênaie pubescente.

Variations sur un thème imposé

Qu'ils soient soudés (ainsi, dans le groupe des Gamopétales, comme la Campanule) ou libres (notamment chez les Dialypétales, comme la Renoncule), sépales et pétales sont souvent en nombre fixe (4,5,6, rarement beaucoup plus chez quelques plantes – Cactées, Nénuphars... – considérées comme «ancestrales»).

On pourrait croire que cette contrainte numérique limite la diversité florale: une famille, les Orchidées (ou «Orchidacées» pour se conformer au code botanique), démontre le contraire. Pourtant, le périanthe, zygomorphe, est chez elles constitué de manière uniforme, avec trois sépales égaux et trois pétales, dont l'un, le labelle, se distingue des deux autres par sa forme spéciale. Sur ce modèle imposé, les Orchidées ont pu réaliser plus de trente mille formes différentes¹, dont les aspects spectaculaires ou insolites manifestent l'étonnant «génie» de cette famille.

Une autre particularité de la fleur des Orchidées réside dans sa symétrie bilatérale. Cette symétrie, on la retrouve dans bien d'autres fleurs (chez les Mufliers, par exemple), qualifiées d'«irrégulières» dans les flores élémentaires, ce qui semblerait traduire une anomalie. Aussi les botanistes préfèrent-ils pour ces fleurs l'adjectif «zygomorphe», de *zugos*, le joug associant les bœufs par paires (dans des régions de plus en plus lointaines). D'autres fleurs, dites souvent «régulières», ont une symétrie étoilée et sont pour cette raison qualifiées d'«actinomorphes».



Quelques Orchidées. Notez les grandes variations de formes et de couleurs du labelle, qui peut être très petit (c et d), alors que les pièces du calice deviennent prépondérantes : **a.** *Haraella odorata* (Taiwan) ; **b.** *Oncidium lucidum* (Floride) ; **c.** *Trisetella gemmata* (Amérique du Sud tropicale) ; **d.** *Masdevallia caudata* (Colombie).

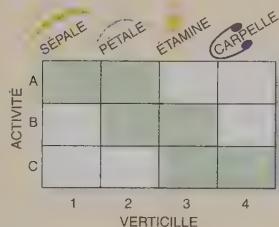
Devant l'étonnant foisonnement des formes florales, qui n'interdit cependant pas un plan commun d'organisation, le poète allemand Goethe, chez qui était ancrée une grande sensibilité naturaliste, proposa en 1790 une théorie de l'origine de la fleur, connue sous le nom de « théorie de la métamorphose ». Il défendit l'idée selon laquelle les pièces florales sont des feuilles transformées. Un passage progressif des feuilles aux sépales, puis aux pétales, aux étamines et aux carpelles, observable par exemple dans la fleur de Nymphaea où existent toutes les formes intermédiaires entre pièces de verticilles successifs, conforte cette manière de voir.

Les poètes sont-ils visionnaires ? Les études modernes de biologie moléculaire confirment la théorie de Goethe, en montrant qu'un petit groupe de gènes oriente la destinée de cellules embryonnaires ayant toutes les mêmes potentialités vers la formation des différentes pièces florales. Les gènes qui commandent cette organisation, appelés « gènes architectes » ou « gènes homéotiques », ont été découverts d'abord chez

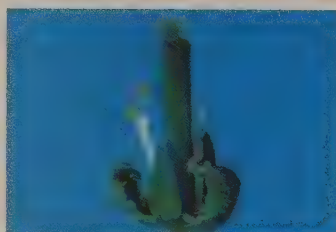
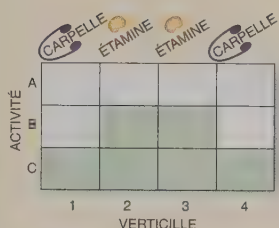
les animaux. Des mutations de ces gènes peuvent conduire à la réalisation de « monstres » chez lesquels un organe est remplacé par un autre. Ainsi chez la mouche Drosophile, une antenne peut être remplacée par une patte... Une petite Brassicacée (ex-Crucifères), *Arabidopsis thaliana*, joue en recherche fondamentale chez les végétaux le rôle de la Drosophile chez les animaux. L'étude de nombreux mutants de cette plante est à l'origine de la compréhension des mécanismes génétiques de la morphogenèse florale. C'est le modèle ABC du développement floral.

Les gènes A gouvernent la formation des sépales, l'activité des gènes A et B est nécessaire dans les cellules qui donneront les pétales, celle des gènes B et C dans celles qui donneront les étamines et celle des gènes C pour les carpelles. Ces gènes présentent une organisation quasi identique chez toutes les plantes étudiées.

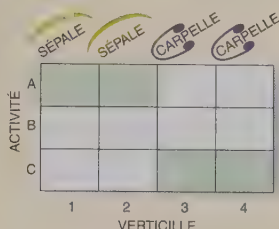
D'autres gènes connus déterminent la symétrie bilatérale d'une fleur ou zygomorphie ou le nombre de pièces florales...



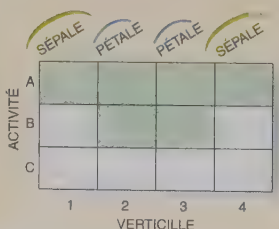
G.N. Drews (revue Cell)



J.J. Bowman



E.M. Meyerowitz



J.J. Bowman

Fleur normale d'*Arabidopsis thaliana* (en haut) et différents mutants dont les fleurs aberrantes s'expliquent par les activités modifiées des gènes ABC.



 Chez *Ononis cenisia*, Fabacée subalpine, les fleurs gardent leur indépendance, mais leurs corolles, toutes orientées de façon identique, couvrent le sol d'un tapis rose attractif pour les Insectes.



 Les fleurs sont plus grandes à la périphérie des inflorescences de Viorne obier : « annonce » de la forme du capitule.



 Capitule d'*Osteospermum*, une Astéracée décorative; cultivée dans nos jardins.



 Couleurs contrastées entre périphérie et centre chez le *Zinnia mexicain*.

Un pour tous, tous pour un

Visible de loin, le Pissenlit semble avoir de grandes fleurs, d'un jaune brillant, dont chacune est en fait un capitule. La loupe permet de constater qu'il réunit un ensemble d'une centaine de fleurs minuscules, dites « ligulées », c'est-à-dire en languettes zygomorphes imitant des pétales, dont le stigmate saillant est visible. De nombreuses

 Le capitule de la Centaurée des montagnes (*Centaurea montana*) ne comporte que des fleurs en tube, fertiles au centre, les périphériques stériles et plus grandes.





À la mode dans nos jardins publics, ce *Bidens coronopifolia* semble porter des fleurs simples à 5 pétales : en fait, il s'agit de capitules.



Inflorescence de *Dracunculus muscivorus*. Sa spathe rougeâtre couleur de chair et son odeur de cadavre attirent les mouches, mais la plante ne les dévore pas en dépit de son nom. (Îles Lavezzi, Corse.)

plantes, notamment mais non exclusivement celles de la grande famille des Astéracées (ex-Composées) rassemblent aussi dans leurs capitules, de façon souvent spectaculaire, d'innombrables fleurs presque microscopiques. Les capitules des Marguerites et de beaucoup d'autres Astéracées miment une fleur de grande taille, les fleurs ligulées de leur périphérie simulant une corolle, d'autant qu'elles surmontent des feuilles rudimentaires (bractées) vertes, évoquant un calice.

D'autres groupements de fleurs, ou inflorescences, donnent un éclat particulier à des floraisons qui resteraient modestes, compte tenu des dimensions des corolles, si ces fleurs étaient isolées : citons les ombelles ou les corymbes largement étalés, dont les corolles périphériques sont souvent encore différenciées, les grappes, épis, thyrses, panicules aux couleurs vives...

La contagion des couleurs, ou la jalousie des voisins

Chez les plantes de la famille des Arums (les Aracées), on ne voit d'abord, au moment de la floraison, qu'une grande lame en cornet, la spathe, dissimulant en partie des fleurs minuscules. Feuille transformée (bractée), la spathe acquiert souvent des dimensions spectaculaires (ainsi chez l'Arum « titan » de Sumatra). Élément décoratif d'espèces cultivées, blanche chez les « Arums » des fleuristes (*Zantedeschia*), rouge chez les *Anthurium* elle peut revêtir d'étranges aspects, ainsi chez le *Dracunculus muscivorus* qui suscite l'étonnement chez les visiteurs des îles tyrrhéniennes.

 **Cet épi rose de *Tillandsia cyanea*** (Broméliacées) n'est pas une fleur, mais un ensemble de feuilles roses transformées, ou bractées, protégeant les fleurs violettes qui s'épanouissent l'une après l'autre. La famille tropicale des Broméliacées, strictement américaine, réunit de nombreuses espèces ornementales, souvent épiphytes.

Chez d'assez nombreuses plantes, des bractées ajoutent leurs vives couleurs à celles des corolles. À côté de nombreuses Scrophulariacées (Mélampyres, Castilleja...), de nombreuses espèces surtout tropicales (Broméliacées, Bougainvillées, Poinsettia...) sont à cet égard particulièrement spectaculaires.

Chez le Chardon bleu des Alpes, comme chez celui des dunes (qui ne sont pas en fait des Chardons, mais des Panicauts : famille des Apiacées, ex-Ombellifères), toute la plante se teinte d'azur...

Notons enfin que les organes reproducteurs de la fleur, étamines ou stigmates, sont parfois richement colorés ; dans la plupart des cas, la loupe seule donne l'idée du somptueux spectacle réservé à l'œil des Insectes visiteurs. Chez certaines fleurs, celles des *Tradescantia* ou du vulgaire Mouron rouge, les étamines rivalisent d'éclat avec les pétales.



 **Leurs bractées vivement colorées, et non leurs modestes fleurs, rendent attractives les inflorescences de ce Balisier (a) et de ce Banier rose (b).**



Chez ces deux espèces de Chardons bleus (Panicauts, nom botanique *Eryngium*, famille des Ombellifères = Apiacées) aux inflorescences globuleuses, leurs bractées et les feuilles voisines prennent des teintes bleu-violet, attirant aussi bien les insectes pollinisateurs que les cueilleurs de bouquets. Ces derniers ont failli les faire

disparaître, avant que la loi ne les protège. Noter leur convergence d'aspects : l'une est alpestre [*Eryngium alpinum*, à droite], l'autre décore des dunes atlantiques [*E. maritimum*, à gauche]. Beaucoup d'autres « Chardons bleus » sont endémiques des montagnes autour de la Méditerranée.

Elles sont parfois seules à prendre le relais, les pétales étant minuscules ou absents : en montagne, les panaches rose-violet des Pigamons à feuilles d'Ancolie doivent leur grâce légère aux teintes de leurs filets staminaux ; en bordure des marais, les chatons mâles des Saules s'illuminent de l'or des étamines sous les rayons du soleil printanier.



Leurs étamines brillamment colorées rendent spectaculaires les fleurs du Pigamon des Alpes (à gauche) et celles du *Callistemon* tropical (à droite).

Apartheid sexuel, chambres à part, lit commun

Quoique plus rarement que chez les animaux, d'assez nombreuses plantes présentent une séparation absolue des sexes : ces végétaux sont *dioïques*. C'est le cas de la grande Ortie, du Houblon, du Palmier-Dattier, du Pistachier, du Kiwi (*Actinidia*), et de bien d'autres... Au sein des saulaies, on pourra ainsi constater que, pour chaque espèce, il existe des individus mâles et des individus femelles.

Des fleurs unisexuées, strictement mâles ou femelles, peuvent apparaître sur la même plante dite alors *monoïque* : c'est le cas de presque tous les résineux, de la majorité des arbres forestiers feuillus des plaines tempérées comme les Chênes ou les Hêtres, du Maïs, couronné par ses épis staminés et dont les fleurs femelles, enveloppées de bractées, ne montrent que les longues barbes de leurs stigmates...



 **Chez les Saules**, les épis floraux (« chatons ») sont tous du même sexe sur chaque arbre (espèce dioïque) : chatons mâles hérissés de brillantes étamines jaunes, chatons femelles plus ternes (à droite). En dépit de l'absence de corolle, ces fleurs nectarifères attirent les Insectes pollinisateurs.



 **Les chatons unisexués du Charme**, espèce monoïque (*Carpinus betulus*). Alors que les anthères des étamines (à gauche) sont encore fermées, les stigmates roses (à droite) sont déjà réceptifs. Ils sont en panache ramifié, caractère de nombreuses plantes dont le pollen est transporté par le vent (plantes anémophiles).

Le rapprochement des organes sexuels est complet au sein des fleurs *hermaphrodites*, les plus nombreuses chez les Angiospermes. Certaines plantes, dites *polygames*, associent de façon apparemment fantaisiste (en fait, souvent selon un ordre déterminé) des fleurs unisexuées et hermaphrodites : la Pimprenelle de nos prairies en offre un exemple.

Des «stratégies» multiples évitent-elles les «rapports incestueux» ?

Privée de ses guillemets, cette déclaration anthropomorphique reflète tout de même une réalité. En effet, la proximité des étamines et des carpelles, dans les fleurs hermaphrodites, ne doit pas laisser croire que la fécondation au sein d'une même fleur se produit dans tous les cas. En fait, ces rapports «incestueux» sont souvent infertiles chez les plantes bisexuées, qu'elles soient monoïques ou hermaphrodites. Cependant, chez d'assez nombreuses espèces, et notamment les plantes herbacées cultivées (le Blé, le Lin, le Pois, le Soja...), la fécondation, naturelle ou expérimentale, d'une fleur par son propre pollen (autopollinisation, puis autofécondation) aboutit à la formation de graines viables : la plante est dite *autofertile* ; dans la plupart des cas, elle peut aussi être fécondée par le pollen d'un autre individu de la même espèce (pollinisation *croisée*)².

Chez nombre de plantes bisexuées, la pollinisation croisée est la règle, l'échec de l'autopollinisation étant constaté expérimentalement : la plante est dite alors *autostérile*. Cette autostérilité est parfois seulement relative, la pollinisation de la plante par son propre pollen aboutissant à un nombre de graines très inférieur à celui obtenu par pollinisation croisée. Pour les plantes sauvages, dans ce cas, la diminution des chances de survie est telle que la pollinisation croisée devient alors chez elles obligatoire : quand le transport du pollen est réalisé par des Insectes (voir ci-dessous), la disparition de ceux-ci sous l'effet des insecticides peut signer leur arrêt de mort.

Il ne suffit d'ailleurs pas que les individus en cause soient séparés : il faut aussi que leurs génomes soient compatibles. Ainsi, toutes les plantes issues du clonage d'un seul individu autostérile, par boutures ou culture de méristèmes, sont entre elles incompatibles. Or, ce mode de multiplication est souvent pratiqué pour les arbres ou les arbustes cultivés. Aussi, chez nombre d'arbres fruitiers, un verger constitué d'une seule variété peut être pratiquement stérile, notamment pour les Pommiers, où il est conseillé de prévoir, soit deux rangs d'arbres pollinisateurs pour six de variétés commerciales, ou de mêler à chaque rang un sujet pollinisateur pour huit arbres producteurs. En revanche, un verger exclusivement planté de Quetsches d'Alsace peut donner abondance de fruits parce que l'autofertilité est la règle.

Un certain nombre de mécanismes au sein des fleurs hermaphrodites ont pour effet d'empêcher totalement ou partiellement l'autopollinisation. Au sein d'une même fleur, on observe souvent un décalage dans la maturation des organes des deux sexes (*dichogamie*). Fréquemment les étamines libèrent leur pollen alors que les stigmates ne sont pas encore réceptifs (capables de fixer le pollen) : la fleur est dite *protandre*. Moins souvent, chez le Plantain par exemple, l'ordre est inversé (fleur *protéogyne*).

Chez certaines espèces, la période de réceptivité du stigmate est strictement limitée dans le temps. L'Avocatier a «élaboré» à cet égard un système horaire particulièrement raffiné : chez certains arbres, lors de la première ouverture de la fleur, les stigmates sont réceptifs avant midi, heure où la corolle se ferme ; elle s'ouvre de nouveau le lendemain après-midi,



Développement successif des étamines, puis des carpelles (protandrie) chez un *Pelargonium*.



Épi de Plantain : les stigmates sont réceptifs (en haut) avant la maturation des étamines (en bas).

en libérant du pollen... mais ses stigmates ne sont plus fonctionnels. «Heureusement» (mais y aurait-il sans cela des Avocats?), d'autres arbres ont un horaire exactement inverse: première ouverture l'après-midi, au stade femelle, fermeture le soir, seconde ouverture le matin au stade mâle. Ainsi ne sont possibles (et toute la journée) que les pollinisations entre Avocats de génomes différents. Reste à comprendre comment a pu être élaboré un tel «emploi du temps»...

Notons enfin que la dichogamie n'est généralement pas un obstacle à l'autopollinisation. Celle-ci peut être un «dernier recours» chez des Campanules (encadré p. 60).

Plantes largement cultivées autostériles ou autofertiles.

F: Autofertilité plus ou moins absolue; f: autofertilité prépondérante; S: autostérilité absolue; s: autostérilité relative. L'existence dans la même espèce de variétés les unes autostériles, les autres autofertiles est indiquée par deux signes.

Plantes herbacées

Arachide: f
Avoine: F
Betterave: S
Blé(s): F
Colza: Fs
Cotonnier: f
Lin cultivé: F
Luzerne cultivée: f
Maïs: s
Orge: F
Riz: f
Seigle: S
Sainfoin: S
Soja: F
Sorgho: f
Tournesol: Fs
Trèfle incarnat: f
Trèfle des prés: S

Arbres ou arbustes

Abricotier (Europe): F
Abricotier (Maghreb): S
Café «arabica»: f
Café «robusta»: S
Cerisier à fruits doux: S
Cerisier à fruits acides: f
Châtaignier: s
Noyer: f
Olivier: SF
Pêcher: F
Poirier: S
Pommier: S
Prunier «Reine-claude dorée»: S
Prunier «Quetsches d'Alsace»: F

L'autogamie de secours chez les Campanules

Lorsqu'une fleur de Campanule s'épanouit, ses étamines ont déjà libéré leur pollen et sont flétries. Pour les observer dans un état de fraîcheur satisfaisant, il suffit d'inciser la corolle encore en bouton (a). Le pollen, libéré par déhiscence de la face interne des anthères, est recueilli par des poils raides hérissant le style. Peu après l'épanouissement, les stigmates apparaissent, au nombre de trois, se déployant progressivement vers l'extérieur, et se couvrent de papilles (b). Impossible donc pour le pollen d'atteindre ces papilles, sur lesquelles il pourrait germer. Des Insectes visitant la fleur pourront le transporter sur les stigmates d'une autre fleur, assurant ainsi une

pollinisation croisée. Mais si, pour une raison ou pour une autre, cette visite n'a pas lieu, que se passe-t-il ? On s'attendrait à une absence de pollinisation donc de production de graines. Eh bien non ! Observons le déploiement des stigmates (c) : ils finissent par s'enrouler sur eux-mêmes et ce faisant, les papilles stigmatiques viennent au contact du pollen de la propre fleur qui est resté retenu par les poils du style. Ainsi, une autopolinisation peut intervenir et aboutir à la production de graines issues d'autogamie... faute d'allogamie.

Ce mécanisme s'observe chez les Campanulacées, mais aussi dans la famille, voisine, des Astéracées.



Dichogames ou non, beaucoup de fleurs obéissent aussi, comme celles de l'Avocatier, à un « horaire », ou à un « calendrier » relativement sévère (en fait déterminé par de strictes conditions de température et de lumière, parfois d'humidité de l'air) : les corolles éphémères des Lins bleus s'épanouissent en milieu de matinée et, vers midi, ont perdu leurs pétales ; dans les eaux calmes de l'Amazonie, les magnifiques fleurs de *Victoria regia* s'ouvrent un soir pour quelques heures : elles sont blanches ; le lendemain soir, elles s'ouvriront, une dernière fois, mais rouges ! En revanche, certaines Orchidées tropicales (*Paphiopedilum*, *Cymbidium*...) restent épanouies plusieurs semaines, la fleur ne se fanant brusquement que peu après la pollinisation.

Chez certaines fleurs, même autofertiles, des dispositifs très « élaborés » empêchent en principe l'autopolinisation, bien que coïncide la maturité de leurs organes sexuels : chez la Vanille, des obstacles existent sur le chemin direct du pollen.

Diverses plantes ont, selon les individus, des fleurs de plusieurs types, la fertilité étant réduite ou nulle en cas de pollinisation entre fleurs identiques : c'est l'hétérostylie. La Primevère est souvent citée à ce propos, mais beaucoup d'autres fleurs présentent, avec des variations, des mécanismes analogues.

Autogamie : facteur de dégénérescence ou avantage malgré tout ?

Les croisements entre deux variétés d'une même plante donnent fréquemment des sujets plus vigoureux que les parents : c'est la « vigueur hybride », ou **hétérosis**, bien connue

L'hétérostylie

Chez beaucoup de Primevères et de plantes de la même famille, il existe deux sortes de fleurs produites par des individus différents : les étamines des premières, toujours fixées sur la corolle, se trouvent au fond de la fleur, dont le style est alors long et rend visible le stigmate (fleur dite longistyle); dans les secondes, le style est court (fleur brévistylée) et les étamines, fixées en haut de la corolle, sont seules directement visibles. En outre, la pollinisation autogame est rendue difficile par les dimensions relatives des grains de pollen et des papilles stigmatiques et surtout par des incompatibilités chimiques.

Chez le Forsythia de nos jardins, aux fleurs également hétérostylées, deux substances chimiques contenues dans le pollen (rutine et quercétine) et que le stigmate peut ou non détruire s'ajoutent aux dispositifs anatomiques pour interdire la fécondation entre fleurs de même type.

Chez d'autres plantes, plus rarement, comme la Salicaire ou la Jacinthe d'eau, il existe trois longueurs de style et trois positions possibles pour les étamines (tristylie).

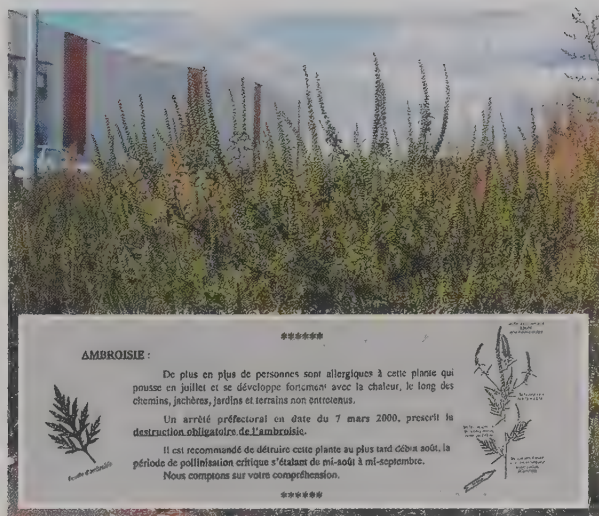


 **Coupes longitudinales de deux fleurs de Primevère** [*Primula officinalis*] montrant l'hétérostylie. À gauche, fleur à style court et étamines fixées en haut de la corolle. À droite, fleur à style long et étamines insérées en profondeur. La fécondation entre fleurs de types différents est pratiquement la seule efficace.

chez le Maïs. À l'inverse, à la suite de Darwin, l'idée est répandue que l'autogamie prolongée est un facteur de dégénérescence. Provoquant la coexistence dans le génome de nombreux couples d'allèles identiques, homozygotes³, elle peut rendre fonctionnel un gène défavorable : c'est la « dépression consanguine » bien connue des sélectionneurs.

Si une mutation intervient, celle-ci ne se manifestera généralement que si elle devient homozygote, circonstance évidemment favorisée par l'autogamie ; or, ce phénomène entièrement aléatoire a peu de chances d'être « bénéfique » (même s'il a parfois des effets évolutifs « heureux »), et peut alors entraîner immédiatement ou à terme la disparition de la variété mutante. Cependant, de nombreuses plantes sont autogames et ne s'en portent pas plus mal : c'est le cas de plusieurs Légumineuses sauvages, abondantes, comme la Vesce commune, ou celui de l'Épine-vinette dont les étamines se rabattent sur le stigmate au moindre choc, libérant le pollen.

C'est aussi le cas des plantes dont les fleurs ne s'ouvrent pas, la fécondation s'accomplissant au sein du bouton fermé (*cléistogamie*), phénomène découvert au début du XVIII^e siècle par le botaniste Dillenius. Il fut surpris de constater que les fleurs printanières de plusieurs espèces de Violettes de nos bois, notamment la Violette odorante, ne donnent pas de fruits ; ceux-ci apparaissent plus tard à partir de boutons floraux restant fermés. L'autogamie devient une nécessité quand les Insectes floricoles sont rares ou peu actifs, notamment par suite du climat trop froid ou de l'excessive chaleur. Le nombre particulièrement grand d'espèces autogames parmi les plantes cultivées (en dehors des arbres fruitiers) est à souligner. On peut d'abord remarquer qu'elles n'ont subi aucune transformation susceptible d'altérer leur vigueur ou leur productivité, alors qu'elles sont cultivées parfois depuis des millénaires. On peut aussi se demander ce qui a conduit les premiers agriculteurs à les choisir, de préférence à des espèces allogames (au moins pour les herbacées, les arbres et arbustes permettant la multiplication végétative). Cela tient peut-être au fait que les pratiques de sélection empirique, qui ont dû être tentées depuis l'aube du Néolithique, ne pouvaient être rapidement efficaces que chez des plantes autogames (des Pois, des Graminées annuelles?). Au cours de ses premiers essais de culture, si notre lointain ancêtre n'avait remarqué, chez



Récemment apparue en France, l'Ambrosie (Asteracée) libère dans l'atmosphère un dangereux pollen allergisant. Des arrêtés préfectoraux, des cartes de pollution, des sites Internet⁵ alertent le public.

certaines sujets, que des particularités intéressantes (comme la grosseur des graines) se maintenaient dans la descendance, rendant ainsi les végétaux cultivés de plus en plus distincts des plantes sauvages de même espèce, il aurait sans doute renoncé à tant d'efforts, et serait retourné à la cueillette... Au contraire, favorisé par l'autogamie, tout changement héréditaire a pu être aisément conservé chez les plantes cultivées, donnant autant de variétés locales strictement adaptées au climat et au sol de chaque région : précieux réservoirs de gènes que la récente révolution agricole a failli faire disparaître, et dont la conservation est heureusement en cours.

Si le pollen est casanier chez les plantes autogames, il est nécessairement transporté d'une fleur à l'autre dans de nombreux cas, bien entendu quand les plantes sont dioïques, mais aussi quand elles sont autostériles, ou

quand la morphologie ou la physiologie florales défavorisent l'autopollinisation⁴.

Le message fécondant du pollen : plutôt *Urbi qu'Orbi*

Beaucoup de plantes abandonnent leur pollen à lui-même dans le milieu ambiant, où il est transporté passivement, le plus souvent par les vents (c'est l'*anémogamie*). Plus rarement, chez les plantes aquatiques, marines ou d'eaux douces, totalement immergées, interviennent les mouvements de l'eau (*hydrogamie*). Dans les deux cas, la probabilité d'une rencontre fécondante, purement fortuite, est naturellement infime, et nécessite une énorme production de pollen : les étamines aux longs filets mobiles et saillants d'un épi de Seigle laissent envoler quotidiennement un million de grains de pollen, un chaton de Coudrier quatre millions. En mai, sous les pinèdes des Landes de Gascogne, le sol est littéralement couvert d'une poudre jaune que l'imagination populaire se plaisait autrefois à attribuer à une intervention diabolique : mais cette « pluie de soufre » n'est rien d'autre qu'une émission massive de pollen de Pin maritime. Ce pollen abondant contient naturellement des substances chimiques particulières, susceptibles de pénétrer aisément dans les voies respiratoires de l'Homme et de provoquer diverses allergies parfois très gênantes, le rhume des foin ou des formes d'asthme. Les cartes saisonnières de pollens allergisants, établies dans de nombreux pays, en permettent la prévention.

La forme et la structure du pollen conditionnent également le succès de son voyage. Le trajet aérien est, dans la plupart des cas, favorisé par son enveloppe mince et lisse, ses faibles dimensions (généralement de 10 à 25 μm) lui donnant une grande légèreté et le rendant « pulvérulent », c'est-à-dire facilement séparable des autres grains de pollen. Notons toutefois que ceux des Gymnospermes sont nettement plus lourds et gros. Chez les Pins, ils sont munis de deux ballonnets qui classiquement étaient interprétés comme favorisant le transport par le vent. Il semble cependant que l'intérêt de ce dispositif est à

rechercher dans le positionnement du pollen sur la goutte micropylaire, orientant ainsi la sortie du tube pollinique vers l'ovule. Chez les rares Angiospermes aquatiques émettant leur pollen dans l'eau, celui-ci est dépourvu de paroi rigide et se maintient en équilibre osmotique avec le milieu extérieur. Les espèces marines (*Ruppia*, *Zostères*...) ont un pollen filiforme, pouvant atteindre 5 mm, ce qui augmenterait ses chances d'accrochage sur les stigmates (mais aussi sur tout autre obstacle!). Chez les Cératophylles, le pollen flotte à la surface de l'eau.

Quant à la Vallisnérie, qui a intrigué nos poètes (Jacques Dellile, Frédéric Mistral) la pollinisation se passe à l'interface air/ eau!

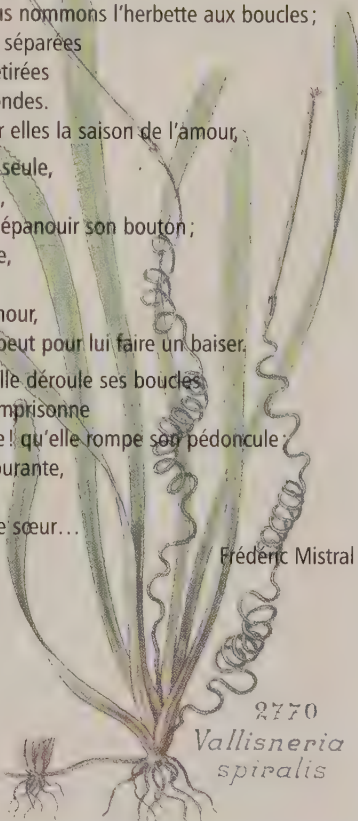
La diversité des types polliniques est grande chez les Angiospermes. Véritable carte d'identité de la plante, très résistant, persistant des milliers d'années dans les sols, le pollen est utilisé notamment pour l'analyse des paléoclimats (palynologie).

De même que les jeux offrant les chances de gain les plus insignifiantes ont presque toujours un gagnant, tout ovule fécondé a été atteint par le seul message pollinique qui ne se soit pas perdu. La probabilité de rencontre est augmentée par le grand développement des stigmates ramifiés («plumeux»), saillants et souvent pendants, parfois extrêmement développés comme chez le Maïs. Chez le Pin, dépourvu de stigmate, les écailles porteuses d'ovules s'écartent, permettant au pollen d'atteindre directement l'ovule. On a constaté parfois d'étonnantes réussites de ces voyages aventureux: considéré comme stérile, un Dattier femelle isolé sur la Côte d'Azur, a porté des fruits l'année de la floraison d'un Dattier mâle situé à plus de 200 kilomètres... Cependant, l'efficacité de la pollinisation anémogame semble presque toujours limitée à quelques dizaines de mètres: non seulement la dispersion du pollen croît considérablement avec la distance, mais il peut être inactivé par l'exposition prolongée aux rayons solaires ainsi que par la pluie.

Les amours de la Vallisnérie... selon le poète

Mireille, écoute: dans le Rhône
Disait le fils de Maître Ambroise,
Est une herbe que nous nommons l'herbette aux boudes;
Elle a deux fleurs bien séparées
Sur deux plantes, et retirées
Au fond des fraîches ondes.
Mais quand vient pour elles la saison de l'amour,
L'une des fleurs, toute seule,
Monte sur l'eau rieuse,
Et laisse au bon soleil épanouir son bouton;
Mais, la voyant si belle,
L'autre fleur tressaille,
Et la voilà, pleine d'amour,
Qui nage tant qu'elle peut pour lui faire un baiser.
Et, tant qu'elle peut, elle déroule ses boudes
Hors de l'algue qui l'emprisonne
Jusqu'à tant, pauvrette! qu'elle rompe son pédoncule:
Et libre enfin, mais mourante,
De ses lèvres pâlies
Elle effleure sa blanche sœur...

Frédéric Mistral



Dryas octopetala: son pollen, présent dans les couches profondes des tourbières de plaine, est l'indice de périodes froides (nommées «Dryas» par les géologues).

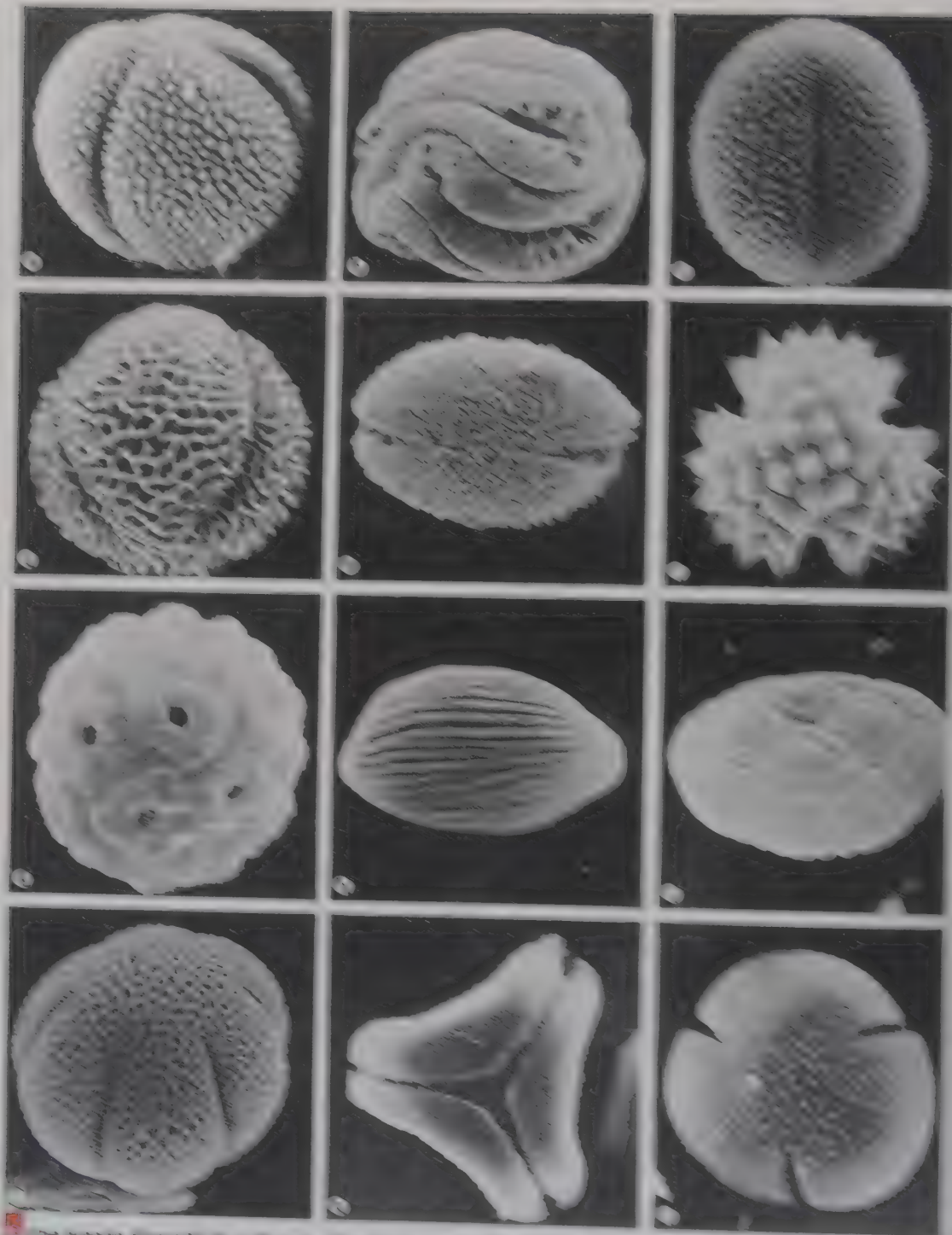


Fig. 1. *Elphidium* sp. 2. *Elphidium* sp. 3. *Elphidium* sp. 4. *Elphidium* sp. 5. *Elphidium* sp. 6. *Elphidium* sp. 7. *Elphidium* sp. 8. *Elphidium* sp. 9. *Elphidium* sp. 10. *Elphidium* sp. 11. *Elphidium* sp. 12. *Elphidium* sp. 13. *Elphidium* sp. 14. *Elphidium* sp.

Les pollinisateurs

Les insectes pollinisateurs sont les principaux responsables de la reproduction de nombreuses plantes. Ils assurent le transfert du pollen de l'androcée vers la gynoécée.

Les insectes les plus importants sont les abeilles, les bourdons, les papillons, les mouches et les coléoptères.

Les oiseaux, les chauves-souris et les lézards jouent également un rôle dans la pollinisation de certaines plantes.

La pollinisation est un processus complexe qui implique de nombreux facteurs, tels que la structure de la fleur, la couleur, l'odeur et la production de nectar.



Cette fleur se pollinise par les insectes qui viennent butiner le nectar.



La pollinisation

La pollinisation est le processus par lequel le pollen est transféré de l'androcée vers la gynoécée. Elle est essentielle à la reproduction sexuée des plantes à fleurs.

Il existe deux types principaux de pollinisation : la pollinisation entomophile (par insectes) et la pollinisation anémophile (par vent).

La pollinisation entomophile est la plus courante. Elle implique l'attraction des insectes par la couleur, l'odeur et le nectar de la fleur. Les insectes se posent sur la fleur pour butiner le nectar, et pendant ce processus, ils transfèrent le pollen.

La pollinisation anémophile est moins courante. Elle implique le transfert de pollen par le vent. Les fleurs anémophiles ont généralement des caractéristiques telles que de longues étamines et un grand volume de pollen.

Différence par parties spécialisées

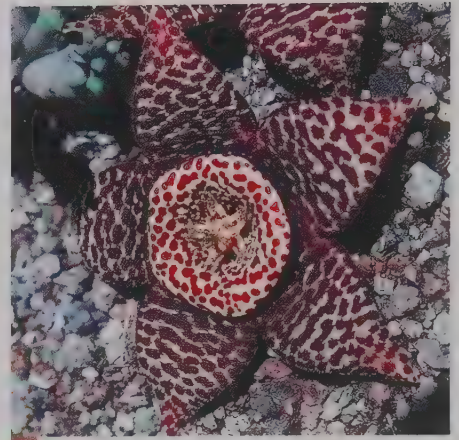
Les fleurs ont des parties spécialisées pour la pollinisation. L'androcée est la partie mâle, composée des étamines, et la gynoécée est la partie femelle, composée du pistil.

Les étamines ont une base appelée l'anthere, qui contient le pollen, et un long filament appelé le filament.

Le pistil est composé de trois parties : l'ovaire à la base, le style au milieu et le stigmate à l'apex.



Les fleurs de *Cassia fistula* [Césalpiniciacées] présentent dix étamines dont trois d'entre elles, courbées vers le bas attirent les insectes pollinisateurs sans délivrer de pollen fertile.



Par leurs couleurs comme par leur odeur, les fleurs brunes de ce *Stapelia variegata* attirent les Insectes coprophages.



Coupe d'une inflorescence d'*Arum* (*Arum maculatum*) montrant successivement, de haut en bas, des fleurs femelles stériles d'aspect hérissé, des fleurs mâles en masses brunes, des fleurs femelles stériles puis fertiles. De petites mouches (*Psychoda*), prisonnières de la spathe enveloppant les fleurs, assurent la pollinisation.

de ces visiteurs ailés qui, passant d'une fleur à l'autre, transportent le pollen. Ce dernier est pour elles une source de protéines; en outre, le liquide sucré (nectar) sécrété par de nombreuses fleurs possédant des organes spécialisés, les nectaires, leur apporte des sucres. Si une grande partie du pollen est emporté pour être consommé, il en subsiste en quantité suffisante sur le corps de l'Insecte pour que ce transport soit bénéfique à la plante. La Casse, Légumineuse arbus-tive, a «résolu le problème» du transport gourmand: ses étamines fournissent deux sortes de pollen, l'un consommé, riche en protéines mais stérile, l'autre non consommé mais fertile...

Beaucoup de caractères floraux jouent un rôle dans la pollinisation, notamment entomogame. Le périanthe constitue à cet égard un appareil, dit

Les plantes auraient-elles le «génie» de satisfaire les instincts de leurs pollinisateurs? Plus probablement, ceux-ci auraient-ils exploité à leur profit les végétaux susceptibles d'assurer leur alimentation? Quoi qu'il en soit, les fleurs zoogames sont généralement grandes, ou associées en inflorescences volumineuses (grappes, ombelles, capitules...); parfois – Albizzia, Acacia («Mimosas»), Eucalyptus... – les étamines en masses volumineuses ont un effet attractif analogue. Les couleurs vives sont particulièrement fréquentes, et souvent en rapport avec la sensibilité visuelle des Insectes pollinisateurs (ainsi, les Hyménoptères, comme l'Abeille domestique, sont aveugles pour le rouge, mais reconnaissent l'ultraviolet renvoyé par nombre de corolles). Chez beaucoup d'Orchidées et de Lamiacées, des lignes colorées semblent «guider» le pollinisateur vers le centre de la fleur. Les couleurs des fleurs pollinisées par les Colibris se retrouvent dans une partie du plumage de l'Oiseau: le *Cinnyris gutturalis* a, sur la gorge, une tache de couleur identique à celle des pétales rouge feu de l'*Hibiscus rosa-sinensis* qu'il pollinise. La corolle blanche des *Angraecum* a été interprétée depuis Darwin comme une adaptation à la pollinisation nocturne: mais bien des fleurs blanches sont visitées par des Insectes diurnes, et des fleurs de couleurs variées (nombreuses Cactées, Œnothères...) ne s'ouvrent que la nuit.

Le nectar floral attire nombre d'Insectes, même quand la fleur est peu colorée (chez les Saules, le Châtaignier...). De nombreuses fleurs émettent les odeurs les plus variées, souvent suaves, parfois considérées par l'Homme comme répulsives quand elles rappellent celles des matières fécales ou des charognes. De nombreuses Aracées, des Aristoloches, les *Rafflesia* parasites... attirent surtout les mouches; en même temps, leurs couleurs sont souvent brunes ou d'un rouge sanglant. Chez nous, l'Orchis-bouc (*Himantoglossum hircinum*) est bien connu; cependant, chez certaines populations méridionales, il n'a pas toujours l'odeur repoussante qui lui a valu son nom. De même, l'Orchis «punaise» devient, au sud de l'Europe, l'Orchis odorant, au parfum délicat...

De remarquables relations (coévolution?) existent entre certaines plantes et leurs pollinisateurs: le bec et la langue des Oiseaux floricoles, notamment les Colibris, présentent des formes étroitement adaptées aux fleurs visitées; chez les *Strelitzia*, seul un Oiseau peut déplacer le pétale qui masque la source de nectar, en même temps qu'il se couvre d'un pollen muni de filaments gluants capables d'adhérer au plumage.

Les Baobabs (*Adansonia*), énormes arbres africains, sont spécialement pollinisés par les Chauves-souris, animaux nocturnes. Durant la saison des pluies, à l'extrémité de longs pédoncules retombants, la fleur, de très grandes dimensions, éclôt rapidement à la tombée de la nuit et se

flétrit dès le lendemain. Ces Chauves-Souris, essentiellement les mâles, accrochées aux pièces florales, consomment le nectar et le pollen. Celui-ci, très abondant et léger, s'échappe à la moindre secousse en un nuage qui atteint les stigmates, très proches, de la même fleur (il y a alors autogamie), ainsi que la toison de l'animal (permettant alors la fécondation croisée). Encore un exemple de coévolution? Paul Jaeger⁶ fait remarquer que, si la visite des Chauves-Souris est effectivement efficace, elle n'est nullement obligatoire: l'organisation des fleurs permettant aisément la pollinisation anémogame.

Dans le semi-désert américain, diverses Cactacées aux floraisons nocturnes sont pollinisées par des Chauves-Souris réussissant, dans la plus complète obscurité, à trouver puis à visiter la fleur nourricière au sein de la dangereuse barrière épineuse que revêt la plante.



Les pétales de la fleur nocturne du Baobab (*Adansonia*) gardent les traces brunes des griffes des Chauves-Souris pollinisatrices qui s'y sont accrochées.



Fleur de Sauge des prés visitée par une abeille, alors que ses stigmates sont réceptifs.

«vexillaire» attractif par ses couleurs ou son odeur, parfumée ou au contraire nauséabonde, auxquelles les Insectes sont très sensibles. Cette odeur nauséabonde, souvent associée à des fleurs de teintes rougeâtres ou brunes, celles de la chair ou des excréments, est susceptible d'attirer les Diptères: cas de l'Aucuba, ou des Arums, dont les célèbres *Dracunculus* géants.

Chez les Arums, l'émission de chaleur renforce le dégagement des odeurs et a un effet attractif en elle-même. Diverses fleurs, notamment celles des Orchidées, n'émettent leurs parfums qu'à certaines heures, le matin ou l'après-midi, au crépuscule ou en pleine nuit: sont évidemment susceptibles de réagir les Insectes actifs aux mêmes heures. Aussi, parmi les innombrables fleurs exploitées par divers animaux ailés, si certaines accueillent un grand nombre d'espèces (notamment d'Insectes), d'autres ont des exigences beaucoup plus strictes, et n'ont parfois qu'un unique pollinisateur. La survie de celui-ci et celle de la plante peuvent alors être étroitement liées.



Attiré par des substances odorantes de la fleur d'un *Epipactis* (Orchidées), cet Hyménoptère visiteur s'est coiffé des deux masses polliniques jaunes qu'il transportera sur une autre fleur.

Particulièrement commune dans une grande partie de la France, la Sauge des prés rassemble

une double adaptation. À la base des filets des deux étamines existe une lame en forme de pédale que l'Insecte butineur (Bourdon ou Abeille) doit pousser pour atteindre le nectar (adaptation morphologique); il provoque ainsi le basculement des étamines qui déposent du pollen sur son dos. L'Insecte peut déposer du pollen en heurtant le stigmate de la même fleur, mais celui-ci n'est pas encore réceptif (protandrie, p. 59, adaptation physiologique). La visite d'une autre fleur dont le stigmate est développé permettra à l'Abeille (photo ci-contre) de réaliser une pollinisation efficace.

Le pollen des plantes zoogames est très souvent de grande taille et richement ornementé: celui des Malvacées et des Cucurbitacées est si volumineux que chaque grain se voit à l'œil nu. Beaucoup d'Orchidées présentent, à cet égard, une remarquable adaptation, le pollen de chaque fleur étant agglutiné en « pollinies », elles-mêmes munies d'un dispositif de fixation collant. On peut tenter d'être séduit par

l'explication finaliste selon laquelle le pollen n'a pas « besoin » d'être abondant puisqu'il est littéralement conduit à sa destination par l'Insecte; son ornementation ou sa forme favorisant sa fixation sur le corps de l'animal vecteur. Cependant, des plantes entomogames peuvent avoir un pollen extraordinairement abondant, ainsi le Coquelicot avec plus de 2,5 millions de grains de pollen par fleur, le Marronnier où chaque inflorescence en délivre plus de 40 millions, aux dimensions d'ailleurs minuscules. Pourquoi l'abondance de biens nuirait-elle ?

On constate souvent d'étonnantes correspondances des caractères morphologiques et biologiques de certaines fleurs avec ceux des animaux visiteurs, surtout si le pollinisateur est unique. L'évolution simultanée de ce dernier avec la plante qu'il pollinise (coévolution) semble une nécessaire réalité, dont le mécanisme nous échappe généralement. Le champ des explications finalistes et anthropomorphiques est ici largement ouvert. Bien entendu, les faits sont réels, même si leur interprétation est encore largement spéculative.

Les Orchidées sont particulièrement étudiées à cet égard, depuis Darwin. On sait que celui-ci, à la suite de l'observation vers 1860 de l'Orchidée malgache *Angraecum sesquipedale*, dont l'éperon nectarifère atteint 30 centimètres, avait supposé l'existence



 Les fleurs de l'Orchidée malgache *Angraecum sesquipedale* sont pourvues d'un éperon nectarifère démesuré [voir ci-dessous].



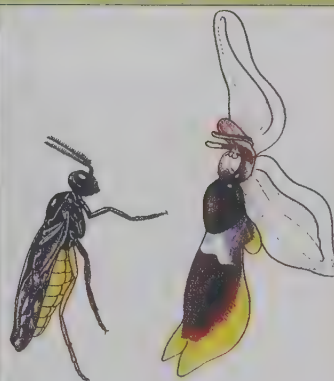
Pseudocopulation d'un Hyménoptère (*Chalicodoma*) sur *Ophrys drumana*.

d'un pollinisateur doté d'une trompe de longueur analogue, par ailleurs d'une taille suffisante pour que sa tête entre en contact avec les pollinies de la fleur au moment où il absorbe le nectar. Il avait, en outre pensé qu'il s'agissait d'un Papillon nocturne, les fleurs blanches étant généralement pollinisées de nuit, à la pâle clarté lunaire. Il fallut attendre 1903 pour que le pollinisateur de cet *Angraecum* soit découvert. Il est exactement conforme aux prévisions de Darwin – un papillon nocturne de grande taille, apparenté aux Sphinx à trompe remarquablement longue. D'autres *Angraecum* de la même région, à éperon nectarifère plus court, sont pollinisés

par des Sphinx à trompe également plus courte⁷.

Un autre cas étonnant concerne les *Ophrys*, Orchidées localisées autour du bassin méditerranéen et dont le labelle, imite le corps d'un Insecte : les noms populaires donnés à ces *Ophrys* (« Bourdon », « Frelon », « Mouche »...) sont à cet égard significatifs. Outre leur aspect, ces fleurs émettent des substances chimiques attractives (phéromones identiques à celles émises par les femelles d'Insectes) auxquelles sont sensibles les mâles d'Hyménoptères spécifiques qui se livrent sur le labelle à de vaines tentatives d'accouplement (pseudocopulation) au cours desquelles ils transportent les pollinies.

D'étonnantes ressemblances



C.E. Hermosilla, *L'Orchidophile*.

La fleur d'*Ophrys insectifera* offre une étonnante ressemblance avec une Mouche (d'où son nom populaire : *Ophrys mouche*). Cette Orchidée printanière n'est pas rare en lisière des bois sur calcaire de la région parisienne.

Particulièrement remarquable est la similitude d'aspect et de dimensions entre la fleur d'*Ophrys subinsectifera*, très proche de notre *Ophrys mouche* (*O. insectifera*), et une abeille solitaire, *Sterictiphora furcata*, qui en serait le pollinisateur exclusif. Si cet hyménoptère est particulièrement attiré par la fleur de cet *Ophrys*, faut-il admettre que son œil perçoit cette ressemblance comme le fait l'œil humain ? Par ailleurs, *Sterictiphora furcata* est connu dans une grande partie de l'Europe ; sa répartition n'est donc pas liée à celle de l'orchidée, alors que cette dernière, localisée dans le monde au versant espagnol des Pyrénées, dépend sans doute de la présence de son pollinisateur. On peut supposer que le changement génétique (mutation ?) faisant apparaître un individu d'*O. subinsectifera* dans une population d'*O. insectifera* n'aurait pu aboutir en l'absence de l'insecte « mimétique ».

Des apparences trompeuses

Paradoxalement, bien que le labelle de l'*Ophrys apifera* présente un aspect comparable à celui des autres *Ophrys*, on observe que les masses polliniques se rabattent spontanément sur le stigmate, provoquant l'autofécondation de la plante, dont les « efforts de présentation » se révèlent ainsi superflus... Il est assez souvent imprudent de déduire la biologie reproductrice d'une fleur de son aspect, les corrélations entre les caractères floraux, les modes de pollinisation, la nécessité d'une pollinisation croisée... étant loin d'être absolues.

Les Insectes ne sont pas les seuls à être trompés par l'aspect des fleurs; le botaniste peut l'être aussi. La pollinisation de l'*Anthyllis* vulnérable, et sans doute d'autres Légumineuses à corolles vivement colorées, est autogame, bien que le contact entre pollen et stigmate soit déclenché par l'intervention d'Insectes butineurs: l'entomogamie n'implique donc pas chez ces plantes une pollinisation croisée. Il en est de même pour la Vanille cultivée, qui dans son pays d'origine (l'Amérique tropicale), est pollinisée par une sorte d'Abeille (*Melipona*) ou par des Colibris, qui se bornent à mettre en contact les pollinies et le stigmate en relevant la lame (*rostellum*) qui les sépare. Cultivée dans l'Ancien Monde où ses pollinisateurs n'existent pas, la Vanille est restée stérile avant qu'un esclave réunionnais ne découvre qu'une aiguille de bambou manipulée avec adresse peut remplacer l'Insecte. Cette autopolinisation artificielle est maintenant couramment pratiquée, vers le milieu du jour, la fleur de vie très brève se refermant l'après-midi avant de se flétrir définitivement. Le superbe (et malodorant) Lis martagon attire de nombreux Papillons notamment des Zygènes; cependant, par suite du mouvement de son style, le stigmate entre en contact avec les anthères mobiles, à chaque souffle d'air: il y a à la fois autogamie et anémogamie.

La pollinisation du Figuier : une explication simplifiée

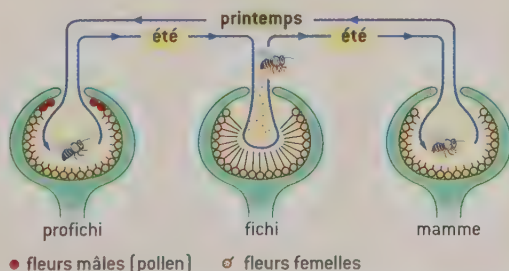
Il existe chez le Figuier commun (*Ficus carica*) deux sortes d'arbres: le figuier «sauvage» et le figuier domestique.

– Le Figuier «sauvage» ou **Caprifigui**er: inflorescences à fleurs mâles et femelles, celles-ci à style court. Fruit («figue sauvage») non comestible, non charnu et souvent plein de larves de l'Hyménoptère blastophage, qui pond dans les ovaires des fleurs femelles et par ailleurs se charge de pollen. Le caprifiguié porte deux générations de figes sauvages, l'une apparaissant en automne et mûre en mai (*mamme*), l'autre apparaissant au printemps et mûre en juillet (*profichi*).

Au printemps, les figes sauvages ayant passé l'hiver (*mamm*es) libèrent leurs Blastophages qui vont pondre dans la nouvelle génération de figes sauvages (*profichi*). À leur maturité, en juillet, les Insectes qui en sortent sont chargés de pollen; beaucoup pénètrent dans les figes cultivées immatures (*fichi*), dont le stigmate est réceptif: ils ne peuvent pondre, mais, au cours de leurs tentatives, assurent la pollinisation. D'autres Blastophages issus des *profichi* vont parasiter, et féconder, les *mamm*es qui assureront l'hivernage des Insectes.

– Le **Figuier domestique**: inflorescences à fleurs presque exclusivement femelles, à style long (*fichi*). Très serrés, les styles empêchent la ponte du Blastophage, qui ne peut atteindre l'ovaire. Les figes ainsi fécondées sont comestibles (charnues et naturellement sans larves); elles sont mûres en septembre.

La coexistence des deux formes est indispensable à la fécondation, nécessaire, en principe, à la formation des figes **comestibles**; celle-ci a été réalisée dès l'Antiquité en accrochant des rameaux de Caprifiguié dans les branches de l'arbre cultivé: c'est la caprifigation.





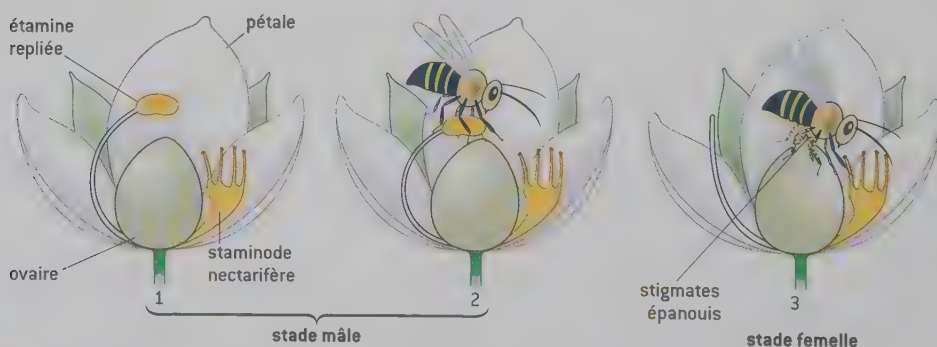
Fleur de Parnassie des marais au stade 2.

En revanche, les Saules et les Châtaigniers, dépourvus de périgone, sont pollinisés par les Insectes. Il est vrai que ceux-ci sont attirés par le nectar et par le parfum de leurs « chatons ». Enfin, quoi de moins spectaculaire et de plus caché que la fleur de Figuier, en réalité participant à une inflorescence de fleurs minuscules presque entièrement enveloppées dans ce qui deviendra la figue ? Et pourtant de petits Hyménoptères, les Blastophages, sont ici indispensables à la fécondation, très complexe. Notons aussi que, contrairement à la règle chez les plantes entomogames, le pollen de Figuier est l'un des plus petits qui soient (diamètre, 8 μm).

Qui croirait que les stigmates plumeux du Blé ont été autopollinisés avant leur émergence ? Ils n'accueilleront un pollen étranger que dans un nombre infime de cas. En revanche, chez la

Parnassie, la courbure successive de chaque étamine au-dessus du stigmate ne conduit pas à une autopollinisation, car ce dernier n'est pas réceptif à ce moment (il n'a pas encore développé ses papilles).

Dernière remarque : les plantes ayant élaboré les processus reproducteurs les plus complexes et les plus perfectionnés n'ont pas en général plus de succès dans la compétition que les autres – presque toutes les Orchidées restent rares, alors que la plupart des Chênes et des Graminées (Poacées), qui abandonnent leur pollen aux caprices d'Éole, sont banales. Décidément (diraient les finalistes), l'ingéniosité des plantes dans ce domaine n'est pas payante : elle ne l'est guère plus à propos de la dispersion des fruits et des graines... Mais que de sources de nourriture pour les Insectes, les Colibris et même l'Homme, consommateur du miel patiemment récolté par les Abeilles !



La fausse autopollinisation de la Parnassie.

1. Les étamines, à déhiscence dorsale se courbent l'une après l'autre vers le pistil de la fleur, dont le stigmate n'est pas encore développé.
2. Un Hyménoptère attiré par le nectar capte le pollen sur sa face ventrale ;
3. L'insecte dépose le pollen sur le stigmate réceptif d'une fleur plus âgée. Les étamines de celle-ci ont repris leur position initiale, mais ont perdu leurs anthères.



Deux formes apogamiques du Pissenlit : [a] la forme banale de plaine *Taraxacum dens-leonis* ; [b] *Taraxacum cucullatum* aux ligules pâles et en tube, de haute montagne (Hautes-Alpes, 2 500 m).

Vierges et mères

Si l'on empêche expérimentalement leur pollinisation, on s'attend à constater que les plantes en cause restent stériles ; cependant, dans un nombre relativement important de cas, l'absence de fécondation n'empêche nullement la formation des fruits et des graines. Une plantule s'est donc édifiée sans intervention de la fécondation : c'est le phénomène d'apomixie ou d'apogamie et on parle de plante apomictique ou apogame. Généralement, cette plantule est formée à partir des cellules diploïdes de l'ovule entourant le gamète femelle, et non à partir de celui-ci (ce serait alors de la « parthénogenèse » ou « reproduction virginale »). Ce fait est particulièrement fréquent dans certaines familles végétales, ainsi chez les Rosacées (Alchémilles, Ronces, Églantiers...), ou chez des Astéracées (Antennaires, Épervières, Pissenlits), plantes partiellement ou totalement apogames.

Un tel mode de reproduction, qui s'accomplit d'ailleurs avec des modalités diverses, est assez analogue à la multiplication végétative, puisqu'il n'y a pas de remaniements chromosomiques contrairement à ce qui se produit lors d'une fécondation ; il devrait donner au cours des générations des plantes toutes semblables. En fait, on constate chez les espèces apomictiques l'existence d'une très grande diversité de formes, décrites souvent comme des espèces, et dont l'identification est souvent difficile. En effet, chaque fois qu'une modification génétique, par exemple une mutation, se traduit par un changement de forme chez l'une de ces plantes, celle-ci reproduit ensuite ce caractère nouveau à des millions d'exemplaires, en populations qui ne cessent de s'étendre. Ainsi, les spécialistes ont identifié en Europe près de deux mille taxons (espèces ou sous-espèces) au sein de l'espèce linnéenne *Rubus fruticosus* (la « Ronce ») et plus de douze cents chez les Pissenlits. Une telle variabilité est naturellement favorable à l'occupation de milieux très diversifiés.

La pollinisation, phase qui nécessite des conditions climatiques favorables, cessant d'être obligatoire, les plantes apomictiques sont capables de vivre dans des milieux particulièrement rigoureux, arides ou surtout très froids : elles sont nombreuses dans les hautes montagnes ou les toundras arctiques, où les Insectes pollinisateurs peuvent être rares.

La fleur, source de richesses immédiates ou différées

Par son éclat, la fleur n'a pas séduit seulement les Insectes, mais aussi l'Homme, qui, depuis le Paléolithique, l'utilise dans ses rites funéraires, l'associe à toutes ses fêtes et en fait le lumineux décor de ses lieux de vie, en magnifiant son éclat par des techniques horticoles sans cesse perfectionnées. Les cultures florales ont une importance considérable dans l'économie de certains pays, ainsi de longue date, celle des Pays-Bas.

Fécondée ou non, la fleur est le prélude au fruit et à la graine, armes les plus spectaculaires et les plus élaborées de la conquête végétale évoquée dans les pages suivantes. Mais fruits et graines sont également de riches sources de nourriture pour les animaux, et naturellement pour l'Homme ; leur convoitise ne risque-t-elle pas de faire disparaître les plantes ? « Victimes consentantes », celles-ci ont su faire de leurs ravisseurs des alliés. Cette alliance est souvent involontaire (l'Homme a laissé proliférer tout un cortège de « mauvaises herbes »), mais agriculteurs et forestiers ont surtout contribué à étendre l'empire de nombreux végétaux (cf. chap. 11) : Blé, Maïs, Canne à sucre, Coton, mais aussi Peupliers, Conifères américains ou asiatiques, Eucalyptus, qui couvrent maintenant d'immenses espaces, seraient restés confinés à leurs contrées d'origine. Actions d'une efficacité incontestable, génératrice de richesses économiques et d'un développement démographique prodigieux qu'aucune autre espèce animale n'a jamais connu. Mais ce succès est-il sans contrepartie ?

4 Le génie de l'autotrophie

« Un grain de sénévé [...] est la plus petite de toutes les semences ; mais lorsqu'il a crû, il est plus grand que tous les autres légumes et il devient un arbre ; de sorte que les oiseaux du ciel viennent se reposer sur ses branches. »

Évangile selon Matthieu XIII, 31, 32

Aucune industrie chimique humaine ne peut égaler l'élégance et l'efficacité des végétaux dans la fabrication de matières organiques hautement diversifiées à partir de quelques éléments minéraux tirés de l'air, de l'eau et du sol.

Les plantes, des usines chimiques

L'évaluation de la biomasse végétale d'une forêt de nos régions tempérées provoque l'étonnement : 316 tonnes de matière organique par hectare dans une chênaie de Belgique ! Et encore s'agit-il de matière

Biomasse et productivité végétales

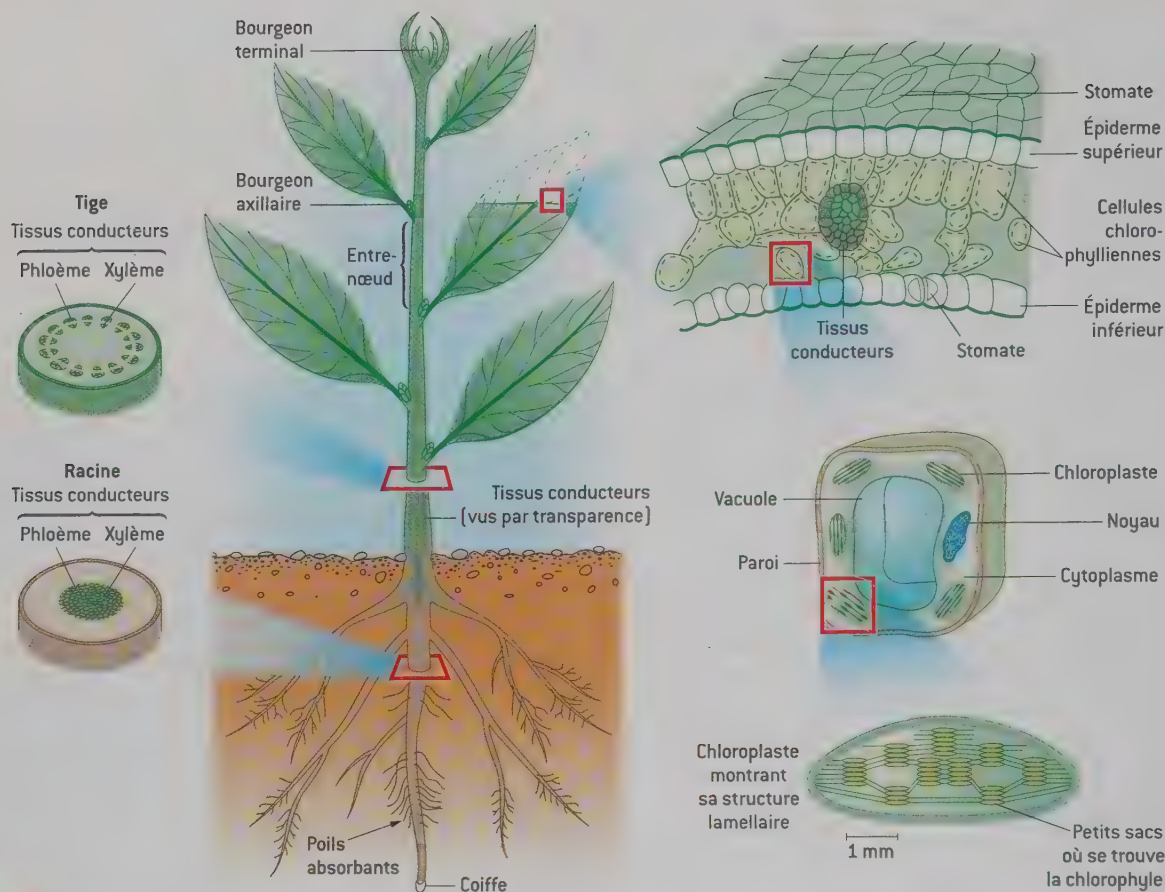
Ces deux notions ne doivent pas être confondues :

– La **biomasse** est constituée par l'ensemble de la matière végétale sur une surface donnée ; une forêt a une biomasse énorme par rapport à celle d'une pelouse aride.

– La **productivité** est la mesure de la quantité de matière élaborée pendant un temps donné (un an, par exemple) : malgré leur biomasse relativement faible, les marais littoraux ont l'une des plus fortes productivités mondiales.



 La forêt des régions tropicales pluvieuses (forêt ombrophile, ici sur la Côte-au-Vent en Martinique) exprime pleinement la puissance de synthèse des végétaux, capteurs « géniaux » de l'énergie solaire. À l'assaut des troncs gigantesques, lianes (Philodendron) et épiphytes divers s'élèvent vers le ciel. Le passage d'un torrent ouvre une clairière, autorisant le jaillissement de Fougères arborescentes.



Zoom sur la structure d'une plante. Les différents organes d'une plante coopèrent en un ensemble fonctionnel : les racines assurent l'ancrage et l'absorption de l'eau et des sels minéraux. Les feuilles captent l'énergie lumineuse et effectuent des échanges avec l'atmo-

sphère. Des systèmes conducteurs des sèves assurent le transfert des substances en solution ainsi que diverses informations (auxines...). Le développement d'énormes surfaces d'échanges assure aux végétaux un excellent pouvoir de concentration.

organique sèche, ce qui correspond en poids frais à environ 750 tonnes d'arbres, d'arbustes et de plantes du sous-bois, racines comprises.

Chaque année, cette forêt synthétise plus de dix tonnes de matière sèche à l'hectare, correspondant à l'accroissement des branches et des troncs, à la formation du feuillage, au développement des plantes du sous-bois. Cette valeur est proche de la production annuelle d'un champ de céréales quand on en évalue le poids sec : racines, chaumes, feuilles et naturellement grains.

La capacité de synthèse des plantes est donc impressionnante et se manifeste notamment par la croissance considérable de chaque individu à partir de la spore ou de la plan-tule contenue dans la graine : un chêne multicentenaire est issu d'un gland de quelques grammes. Ces synthèses nécessitent de l'énergie et des matières premières, tout comme pour les animaux. Mais si l'alimentation de ces derniers est un fait d'observation banale, celle des végétaux, discrète, ne peut être comprise que par l'expérimentation. La plus

simple est la constatation, banale, que la plante a besoin d'eau, liquide solvant et ionisant, agent essentiel du transport des substances.

Vivre d'eau fraîche...

Ancrée au substrat, une plante verte terrestre ne peut se déplacer en quête de sa nourriture. Située au contact du sol et de l'atmosphère, elle n'a pu que prendre dans ces deux milieux les substances dont elle a besoin. Les agriculteurs, comme les jardiniers, ont eu soin depuis toujours d'entretenir et d'améliorer les terrains qu'ils cultivent : travail du sol, arrosage, apports d'une partie au moins de nutriments : fumier (contenant des matières organiques dégradables) et engrais (souvent minéraux).

Véritable expérimentation « en grand », les cultures dites « hors sol », sous serres, fournissent des données précieuses sur les besoins des végétaux : leur satisfaction se manifeste par l'obtention de légumes et de fruits. Les plantes ainsi cultivées développent leurs racines dans une solution de sels minéraux constamment renouvelée, parfois même vaporisée sur elles. Leur croissance normale montre qu'elles sont capables de fabriquer leurs substances organiques à partir d'un milieu strictement minéral (ici, pas de fumier!).

Cette capacité essentielle n'a été reconnue qu'assez tardivement, grâce aux travaux des agronomes expérimentateurs du XIX^e siècle. En effet, dans les conditions normales de croissance, les racines des plantes sont au contact de matières organiques sous forme d'humus : bien qu'il soit un élément essentiel de la fertilité des sols, on sait maintenant que l'humus n'est pas directement absorbé par les racines de la plupart des plantes vertes, mais qu'il leur délivre lentement les substances minérales indispensables, après intervention des microorganismes décomposeurs.



 Les cultures « hors sol » se réalisent sur des solutions de sels minéraux : belle preuve de l'autotrophie des plantes vertes.

De l'organique au minéral

Les matières organiques (feuilles mortes, fragments végétaux divers, cadavres animaux...) sont peu à peu incorporées au sol grâce à l'activité des Lombrics et de nombreux autres invertébrés. Les Bactéries et les Champignons du sol les transforment peu à peu en humus (c'est l'humification) ; les substances azotées qu'il contient sont minéralisées par d'autres Bactéries, successivement sous forme d'ammoniac (ammonisation), puis par oxydation en nitrites, puis en

nitrites (nitrification). Seuls les composés ammoniacaux et surtout les nitrates sont assimilables par les racines. La nitrification, qui demande une bonne aération du sol, de l'eau et une température favorable aux microorganismes, est un facteur essentiel de la fertilité des sols. L'humus lui-même a une action favorable sur la structure du sol, facilitant son aération, son drainage et la rétention des ions nutritifs, qui restent ainsi à la disposition des plantes.



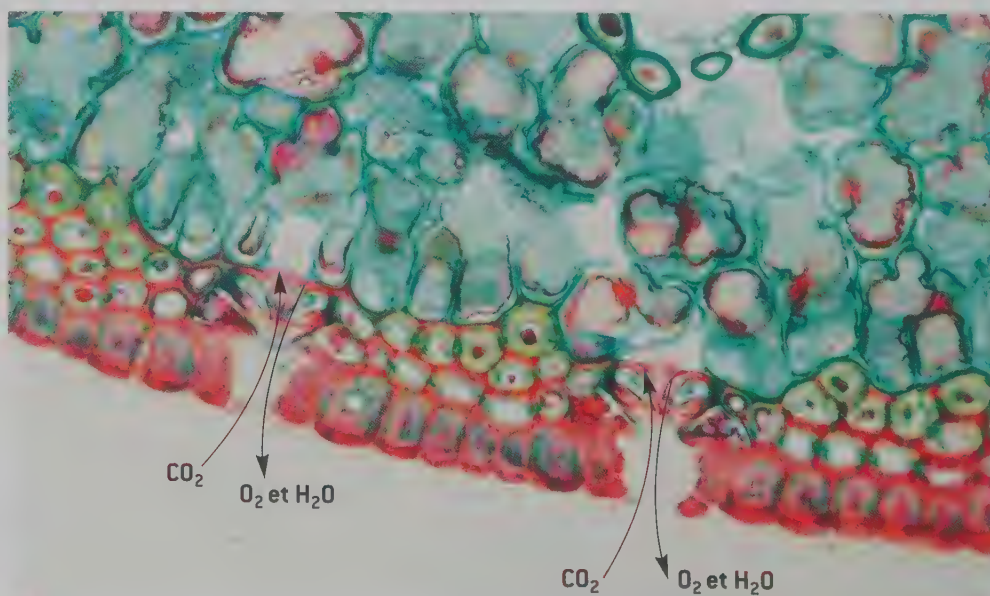
Les feuilles de ce *Brassia actinophylla* sont divisées en nombreuses folioles pendantes disposées en ombrelles, d'où son nom commun d'«arbre ombrelle». Elles captent ainsi efficacement les rayons solaires au cours de la journée.



Les nervures en réseau de cette feuille de Cobée [*Cobaea scandens*] permettent l'apport de sève brute aux cellules chlorophylliennes et l'exportation des sucres qu'elles synthétisent.

... et de lumière

Si l'on a constaté depuis longtemps que la lumière est nécessaire à la vie des plantes vertes, il a fallu de minutieuses expériences pour comprendre que cette lumière est leur unique source d'énergie. Le végétal, comme tout être vivant, a besoin d'énergie. Celle-ci est nécessaire pour synthétiser les molécules organiques, pour maintenir l'ordre des structures vivantes et pour assurer tous les processus qui ne sont pas spontanés, comme l'absorption de certains ions minéraux. L'énergie est fournie au végétal chlorophyllien sous forme lumineuse, ou sous forme chimique chez les végétaux non-chlorophylliens. Le «génie» du végétal chlorophyllien, c'est qu'à partir de substances minérales il peut



Coupe dans l'épiderme d'une aiguille de Pin noir montrant deux cavités incluant des stomates, lieux d'échanges gazeux (flèches).

Les signaux lumineux reçus par les plantes

La lumière agit sur les plantes de deux manières différentes : non seulement elle est source d'énergie pour les végétaux chlorophylliens, mais elle est aussi une source d'informations qui agissent sur la croissance et le développement. Les énergies mises en jeu dans ce dernier cas sont minimes, plusieurs dizaines de milliers de fois moindres, et les radiations efficaces sont spécifiques. Alors que la lumière, source d'énergie, est captée par un pigment essentiel, la chlorophylle, le signal lumière est capté par d'autres pigments dont les plus importants sont les phytochromes, absorbant certaines radiations rouges bien précises. Ceux-ci interviennent dans la germination des graines et dans la sensibilité à la longueur des jours : ainsi les plantes peuvent-elles se « préparer » à l'hiver, ou au printemps.

Dans le monde des Champignons, certains d'entre eux cultivés à l'obscurité complète restent stériles et ne donnent pas de carpophores (« chapeaux »)! Pourtant, étant dépourvus de chlorophylle, ils sont incapables d'utiliser l'énergie lumineuse pour leur synthèse. Ainsi, un Pleurote comestible, le *Pleurotus ostreatus*, qui se développe sur le bois pourrissant, reste à l'état de mycélium dans l'obscurité totale. Des cultures du *Trichoderma lignorum*, un Champignon filamenteux, exposées à l'alternance des jours et des nuits, présentent des anneaux concentriques sombres et clairs. Les filaments produits le jour portent des fructifications sombres, alors que ceux qui se sont formés la nuit restent stériles. La lumière agit comme un signal déclencheur de la reproduction.

fabriquer ses molécules organiques. Une fois celles-ci constituées, son fonctionnement est très comparable à celui des autres êtres vivants : en particulier, il respire, ce qui lui procure de l'énergie chimique, mais à partir de molécules qu'il a lui-même synthétisées.

Cette respiration se manifeste d'ailleurs par des échanges gazeux (absorption d'oxygène, rejet de dioxyde de carbone) que l'on peut facilement constater à l'obscurité. En revanche, à la lumière, les échanges gazeux sont masqués par ceux qui accompagnent la photosynthèse et qui sont plus importants qu'eux (absorption de dioxyde de carbone, rejet d'oxygène).

Les plantes captent l'énergie solaire grâce à des pigments absorbant une partie de la lumière ; la chlorophylle en est de loin le plus important. Elle est localisée dans les chloroplastes, aisément observables sous le microscope (cf. chap. 9).

Les végétaux et l'atmosphère

Eau, sels minéraux, lumière... mais d'où vient le carbone, constituant essentiel des molécules du vivant ? On pourrait penser que l'humus nourricier le fournit : il n'en est rien. D'innombrables expériences ont montré qu'il provient du dioxyde de carbone (CO_2) contenu dans l'atmosphère¹. Cette capacité remarquable des végétaux chlorophylliens de fabriquer des molécules carbonées organiques à partir de molécules inorganiques (CO_2 , eau, ions minéraux) constitue l'*autotrophie*. Les processus de synthèse de ces molécules utilisant l'énergie lumineuse constituent la *photosynthèse*.

Si le bilan de la photosynthèse peut s'écrire simplement (on pourrait penser que la molécule de CO_2 est scindée en carbone, incorporé à la plante, et en oxygène diffusé dans l'atmosphère), en fait, les mécanismes en jeu sont beaucoup plus complexes. Les chloroplastes dans lesquels ils se réalisent méritent d'être qualifiés d'« usines photosynthétiques ». C'est bien à ce propos que le « génie végétal » est exceptionnel, car l'Homme n'a pas encore égalé ce captage biologique de l'énergie solaire, ni réussi à utiliser efficacement la rupture de la molécule d'eau² sous l'effet de la lumière pour en tirer l'hydrogène dont il voudrait faire le carburant de l'avenir !



La diversité des formes de feuilles est immense. Ici de jeunes feuilles du *Broussonetia papyrifera*, le Mûrier à papier, un arbre originaire de Chine et du Japon, planté dans nos parcs.

Génie aussi par l'énormité du processus: 100 milliards de tonnes de carbone sont chaque année incorporés de cette manière dans des molécules organiques, à la source d'innombrables réseaux alimentaires impliquant animaux et microorganismes. Ce processus par lequel le dioxyde de carbone est soustrait à l'atmosphère, enrichit celle-ci en oxygène et conduit en outre à la réduction de l'effet de serre. Ainsi, le soleil apparaît bien comme le père de la vie, puisque, sans les synthèses végétales, les animaux (dont nous sommes) seraient condamnés à mourir de faim... ou à être asphyxiés!

Issue du volcanisme primordial, l'atmosphère terrestre était à son origine dépourvue d'oxygène. Ce gaz y fut progressivement libéré, d'abord grâce à l'activité des Cyanobactéries, premiers organismes chlorophylliens exploitant le CO_2 (alors abondant), puis par les végétaux verts aquatiques et terrestres prenant le relais. C'est donc à la photosynthèse que l'immense cohorte des êtres aérobies, dont l'Homme prétend être le représentant le plus précieux, doit la vie.

Mais l'Homme ne serait-il pas en train de provoquer de désastreuses perturbations dans l'atmosphère terrestre? Cette très mince enveloppe gazeuse n'assure pas seulement notre confort respiratoire, elle est aussi notre thermostat, grâce à sa teneur en CO_2 , en vapeur d'eau et divers autres gaz à «effet de serre» qui piègent le rayonnement infrarouge terrestre et régulent la température de la troposphère. De longue date, l'utilisation exponentielle des combustibles fossiles (houille, pétrole) a provoqué une forte augmentation du CO_2 atmosphérique, parallèlement à l'extension de l'élevage bovin, générateur de méthane, autre gaz à effet de serre. Il en résulte une hausse progressive des températures moyennes³, prédite



Vue de l'espace, combien est mince notre atmosphère ! Transformée par la fonction chlorophyllienne d'organismes microscopiques, elle a protégé et commandé, durant 4 milliards d'années, l'épanouissement de toutes les formes de vie ; les activités humaines vont-elles porter un coup fatal à l'équilibre de cette fragile enveloppe ?

Les « puits » de CO₂

Les émissions de dioxyde de carbone, responsables au moins en partie de l'effet de serre*, peuvent-elles être compensées par des mécanismes naturels nommés de façon imagée « puits », absorbant ce même gaz ?

Les mers ont à cet égard un rôle essentiel ; se superposent ici les effets des échanges physico-chimiques entre les eaux océaniques et l'atmosphère, et l'action des organismes photosynthétiseurs marins (phytoplancton, madrépores...).

Les forêts sont fréquemment évoquées comme d'efficaces « puits » de CO₂. Dans la forêt jeune, la croissance de la biomasse traduit naturellement la fixation de quantités importantes de carbone. Il n'en est pas de même quand la forêt a atteint ses dimensions maximales (stade proche du climax). La croissance saisonnière des rameaux feuillés et

fructifères est compensée par la chute de ces mêmes organes, incorporés à la matière organique du sol, et dont la minéralisation progressive restitue à l'atmosphère la quantité de carbone fixée lors de leur formation.

À vrai dire, seul le bois utilisé pour la construction ou le mobilier conserve le carbone fixé par les arbres. Mais ces productions humaines ne sont pas éternelles...**.

* Problème que beaucoup semblent maintenant découvrir, alors qu'il suscitait déjà des inquiétudes voici près d'un demi-siècle.

** Les forêts, milieux de haute biodiversité, dont la préservation est un impératif, ne devraient pas servir d'arguments douteux à ceux qui refusent de restreindre leur consommation d'énergie à partir des combustibles fossiles.

dès la fin du XIX^e siècle par le chimiste suédois Arrhenius. Les multiples conséquences, souvent néfastes sur les plans biologique et économique, de cet échauffement (fonte des glaces polaires, élévation du niveau des mers...) ont été analysées dernièrement par Edouard Bard⁴. Lors de récentes conférences internationales (Rio, Kyoto...) visant à diminuer au moins les émissions de CO₂, les représentants de certains États ont prôné l'extension de « puits de carbone » en évoquant le cas des forêts⁵ (voir p. 81).

D'énormes pouvoirs de concentration

Chez les animaux, les aliments organiques apportent à la fois l'énergie et la matière, sous une forme concentrée. La digestion permet l'obtention de molécules plus simples, absorbables, qui seront ensuite recombinaées selon des plans propres à la substance organique de chaque espèce. La respiration des tissus libère l'énergie chimique nécessaire à cette reconstruction et à tout le métabolisme de l'animal.

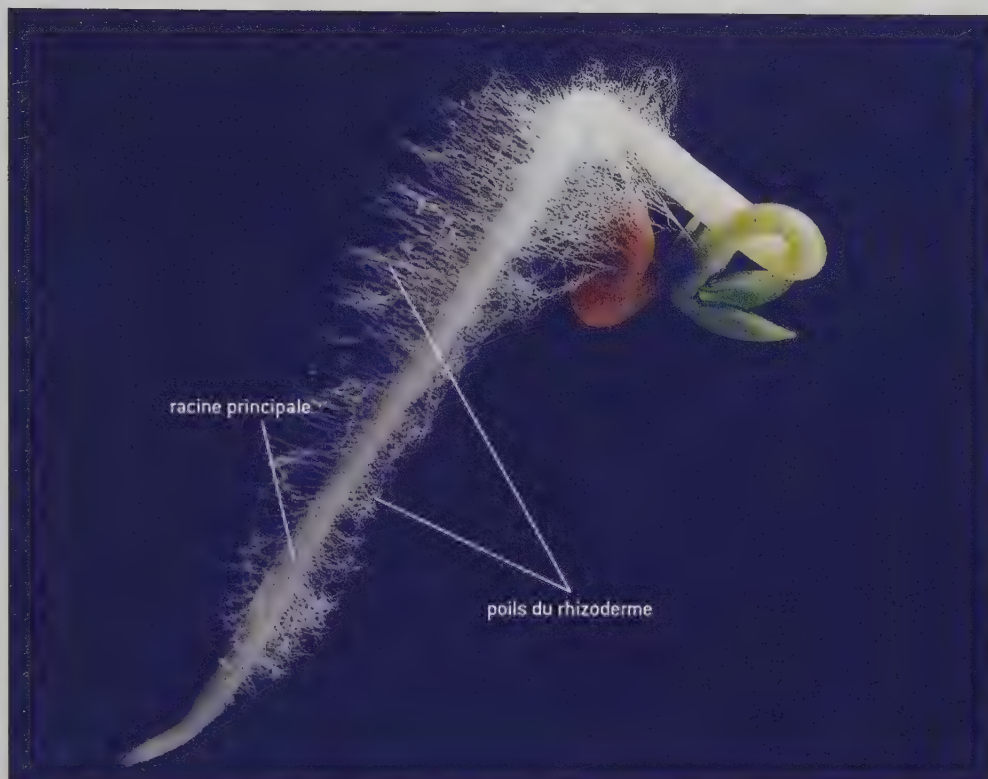
Chez les végétaux chlorophylliens, la situation est autre: la plante doit capter la lumière, absorber l'eau et des matières premières: ions minéraux du sol et dioxyde de carbone de l'air, matières très diluées dans son environnement. Le CO₂, même si sa concentration tend à augmenter suite aux activités humaines récentes, ne représente que 0,035 % du volume de l'atmosphère actuelle – soit 350 cm³ dans 1 m³ d'air – contre 21 % d'oxygène – soit 210 000 cm³ dans 1 m³ d'air. La solution du sol, c'est-à-dire l'eau et les ions minéraux imbibant la terre, est extrêmement diluée: elle ne contient que quelques milligrammes par litre des ions nécessaires aux plantes. L'énergie lumineuse peut aussi être considérée comme une énergie diluée, comparée au potentiel chimique des molécules organiques. Le succès de l'activité de synthèse des végétaux témoigne de leur extraordinaire pouvoir de concentration.

Augmenter surface et volume... avec peu de matière

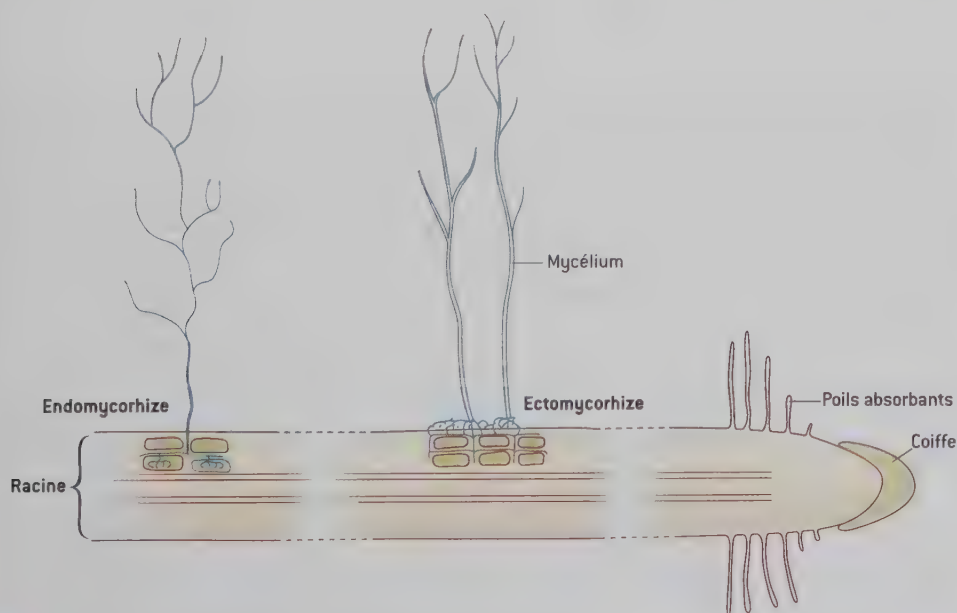
Développer de grandes surfaces de contact avec le milieu environnant permet de pallier la dilution de toutes ces sources de matière et d'énergie indispensables. Comment cela est-il réalisé par les plantes?

La ramification des racines et des tiges en est la première manifestation, ainsi que l'extension des surfaces foliaires.

À l'origine de la nutrition hydrominérale, la surface de contact entre les racines et le sol est considérablement augmentée par expansion des cellules superficielles des jeunes racines, les *poils absorbants* (1 mm de longueur, de 10 à 20 millièmes de mm de diamètre), ou par l'association des radicelles avec des filaments de Champignons (*mycorhizes*, cf. chap. 6). On calcule que la surface d'absorption racinaire peut ainsi être multipliée par 10. Ces dispositifs, localisés aux régions subterminales des racines, augmentent le volume de sol qu'elles peuvent exploiter. Mais, assez rapidement, dans ce même espace, la solution du sol s'appauvrit en ions, et c'est la croissance racinaire qui permet l'utilisation d'un nouveau volume de sol. Les parties plus âgées, d'ailleurs, se différencient en se spécialisant dans la conduction des sèves et en réduisant leur participation à l'absorption de l'eau et des ions (cf. chap. 9).



La germination se manifeste par l'émergence de la jeune racine (ici, chez le Radis). Un manchon de poils lui permet d'augmenter sa surface d'absorption et d'exploiter un plus grand volume du sol.



Coupe longitudinale d'une racine montrant des poils absorbants et des mycorhizes (qui permettent à la plante d'absorber à plus grande distance).



Cet *Avicennia* d'une mangrove tropicale est solidement ancré dans la vase d'où sortent des pneumatophores, ramifications curieusement dressées, permettant aux racines des échanges respiratoires à marée basse.

Notons aussi que l'absorption racinaire, comme la plupart des phénomènes physiologiques, nécessite de l'oxygène. Pour être fertile, le sol doit être «aéré»: les Lombrics y veillent!

Qu'en est-il pour l'appareil aérien? L'aplatissement des feuilles augmente la surface de captage de la lumière, surface encore multipliée si l'on envisage celle des chloroplastes, eux-mêmes présentant une structure en lamelles (les *thylacoïdes*). Pour un Hêtre de 110 ans, couvrant une surface au sol de 150 m², on estime la surface des feuilles à 1 200 m² et celle des chloroplastes à 18 000 m²!

Développer de telles surfaces et explorer de tels volumes semblerait nécessiter beaucoup de matière

vivante. En réalité, une forte proportion du volume d'une plante est occupée par de l'eau: dans les cellules végétales, le cytoplasme ne représente généralement que quelques pour

Pourquoi les racines s'enfoncent-elles dans le sol ?

Les racines recherchent-elles l'eau et l'obscurité? Sont-elles sensibles à la pesanteur? Ces interrogations naïves ont suscité de nombreuses recherches – y compris celles de Charles Darwin (1881) – et ont abouti à la découverte d'un remarquable dispositif de perception de la pesanteur, n'ayant rien à envier à celui développé dans le monde animal!

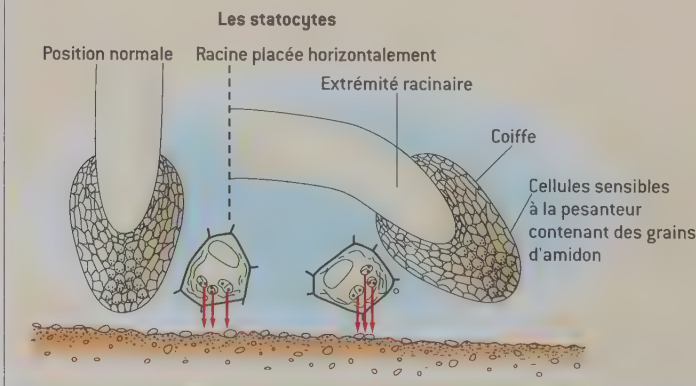
Le siège privilégié de la sensibilité à la gravité réside dans l'extrémité racinaire: la coiffe. De petits organites denses contenant de l'amidon – les amyloplastes – sédimentent sur le fond des cellules. Si la racine est déviée de sa position initiale, placée horizontalement par exemple, les amyloplastes vont se déplacer et s'accumuler contre

la face cellulaire maintenant devenue plancher. La pression exercée par ces grains (les *statolites*) déclenche une suite d'événements intracellulaires qui aboutissent à l'inhibition de l'élongation de la racine uniquement sur la face qui est en position inférieure. Cela entraîne une courbure de la racine vers le bas. Alors les statolites retombent sur le plancher cellulaire initial, ce qui rétablit une croissance verticale de la racine, identique selon toutes ses génératrices.

Les mécanismes intimes de cette réaction géotropique des plantes ont été étudiés grâce à des expériences en impesanteur réalisées dans des engins spatiaux. Cet intérêt est

entretenu par le projet de faire pousser des plantes en conditions de microgravité dans des stations orbitales ou sur des planètes proches.

Chez les animaux, de petits grains calcaires se déplaçant sous l'effet de la pesanteur dans une cavité stimulent des cellules sensorielles situées dans sa paroi, différemment selon la position du corps de l'animal qui réagit par des réflexes de posture. Un dispositif fondé sur le même principe existe dans l'oreille de l'Homme et permet son équilibration.



cent du volume cellulaire, la plus grande partie étant constituée par une vacuole remplie d'eau (cf. chap. 1). Ainsi, un maximum d'espace est occupé par un minimum de matière vivante. De même, la plante contient beaucoup de cellules mortes lui donnant du volume (bois des troncs et des branches...) ou participant à la circulation de la sève brute.

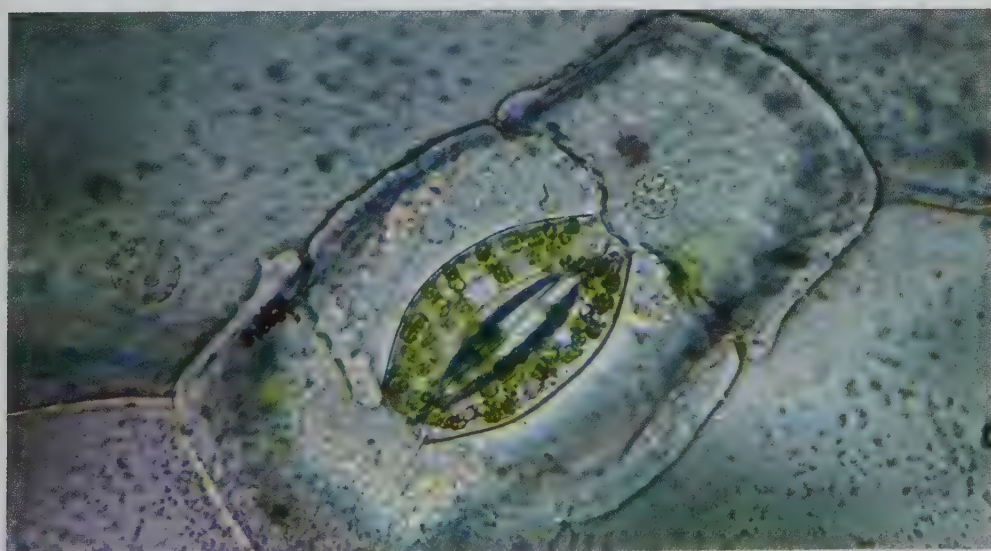
Les feuilles ont une durée de vie limitée, une saison de végétation chez les arbres à feuillage caduc : dans ce cas, les feuilles fonctionnelles ne sont portées que par la pousse de l'année. Le développement des bourgeons en rameaux feuillés permet de renouveler régulièrement le dispositif photosynthétique. Chez les plantes à feuillage persistant, les feuilles ne vivent que quelques années.

Ainsi, le maintien d'organes jeunes (radicelles, feuilles...) est-il une nécessité pour les plantes. Cela est rendu possible par l'existence, aux extrémités des tiges, des rameaux et des racines, de massifs de cellules restées dans un état embryonnaire, les méristèmes. Cette *embryogenèse continue* est un aspect important du « génie » du monde végétal, largement exploité par l'Homme (cf. chap. 11).

Qui plus est, les plantes sont capables, dans certaines conditions, de rajeunir ! Des cellules âgées peuvent retourner à l'état embryonnaire et donner lieu à la formation d'un nouvel organe.

Les surfaces d'absorption

La racine n'est pas une simple mèche qui absorberait la solution du sol. C'est un organe vivant qui contrôle la quantité et la qualité des ions qui la pénètrent. Le contenu racinaire étant plus concentré en substances dissoutes que la solution du sol, il en résulte spontanément un appel d'eau vers l'intérieur, qui pourrait faire éclater les cellules si celles-ci n'étaient pas corsetées d'une paroi et si l'eau absorbée n'était pas transportée à travers la plante. Les jeunes extrémités de la racine, aux parois cellulaires fines et perméables, représentent la surface d'absorption pour l'eau et les ions.



 **Vu à fort grossissement,** voici l'un des milliers de stomates (0,1 mm) qui ponctuent la surface foliaire, et par où s'effectuent les échanges gazeux avec l'atmosphère.

À l'autre extrémité de la plante, l'absorption du dioxyde de carbone s'effectue par les feuilles. Les sites particuliers où s'effectuent les échanges gazeux sont des pores microscopiques (appelés *ostioles*) ménagés entre deux cellules épidermiques en forme de reins, l'ensemble formant un *stomate*. L'épiderme foliaire (au moins sur l'une des faces de la feuille) est criblé de milliers de stomates qui font communiquer l'atmosphère interne de la plante avec l'air extérieur.

Le CO_2 étant fixé par les cellules chlorophylliennes après s'être dissous dans l'eau, le CO_2 extérieur tend à pénétrer par diffusion à travers les ostioles. Pour fabriquer 1 kg de matière sèche, c'est le CO_2 contenu dans 4 000 m³ d'air qui doit être absorbé ! Les stomates permettent en outre à l'oxygène, sous-produit si précieux de la photosynthèse, de s'échapper dans l'air. Mais ils laissent passer la vapeur d'eau...

La transpiration, une dangereuse nécessité

Les feuilles d'une plante terrestre sont au contact de l'air, qui n'est qu'épisodiquement saturé d'humidité. Elles ont donc tendance à perdre de l'eau, tendance accentuée par les effets du vent. Leur dessiccation est limitée chez la plupart des plantes par la cuticule, un enduit imperméable plus ou moins épais, revêtant l'épiderme foliaire, et formé de substances hydrophobes, cutine et cires. Seuls, les milliers de stomates permettent les échanges gazeux de la feuille, mais aussi laissent sortir de la vapeur d'eau : c'est le phénomène de *transpiration*. Cependant, dès que la feuille commence à se déshydrater, les stomates se déforment et l'ostiole se ferme plus ou moins complètement. La plante cesse alors de perdre de l'eau, mais réduit ses échanges gazeux. La photosynthèse – et donc la croissance – ralentit ou s'arrête dans l'attente d'un nouvel apport d'eau. Ce remarquable compromis entre transpiration et photosynthèse varie selon les espèces ; il est indispensable de l'envisager pour comprendre la répartition des plantes, en fonction de leur organisation, des paramètres climatiques et de la disponibilité de l'eau dans leurs milieux.

La transpiration serait-elle défavorable à la plante ? Certes non, car le départ de l'eau dans la feuille provoque la montée de la sève, qui peut atteindre des hauteurs impressionnantes chez les arbres (plus de 120 mètres chez les célèbres *Sequoiadendron* de la forêt californienne). Tirée par la transpiration et poussée par la racine, la sève brute est ainsi distribuée à toutes les parties de la plante, apportant eau, sels minéraux et certaines substances organiques fabriquées au niveau racinaire, parmi lesquelles des hormones.

Cependant, les innombrables espèces de plantes n'ont pas toutes les mêmes réactions. Certaines tolèrent des périodes sèches⁶ alors que d'autres ne le supportent pas. Cette très grande diversité de fonctionnement est à l'origine de la richesse du tapis végétal de notre planète.

Des végétaux verts qui absorbent par toute leur surface

Jusqu'à présent, nous avons pris pour exemple une plante pourvue de racines (une Fougère, un Sapin, une plante à fleurs...). Mais de nombreux végétaux chlorophylliens n'en possèdent pas : les Bryophytes (Mousses) et les innombrables espèces d'Algues. Corrélativement, ils ne possèdent pas de stomates ni de tissus conducteurs⁷.



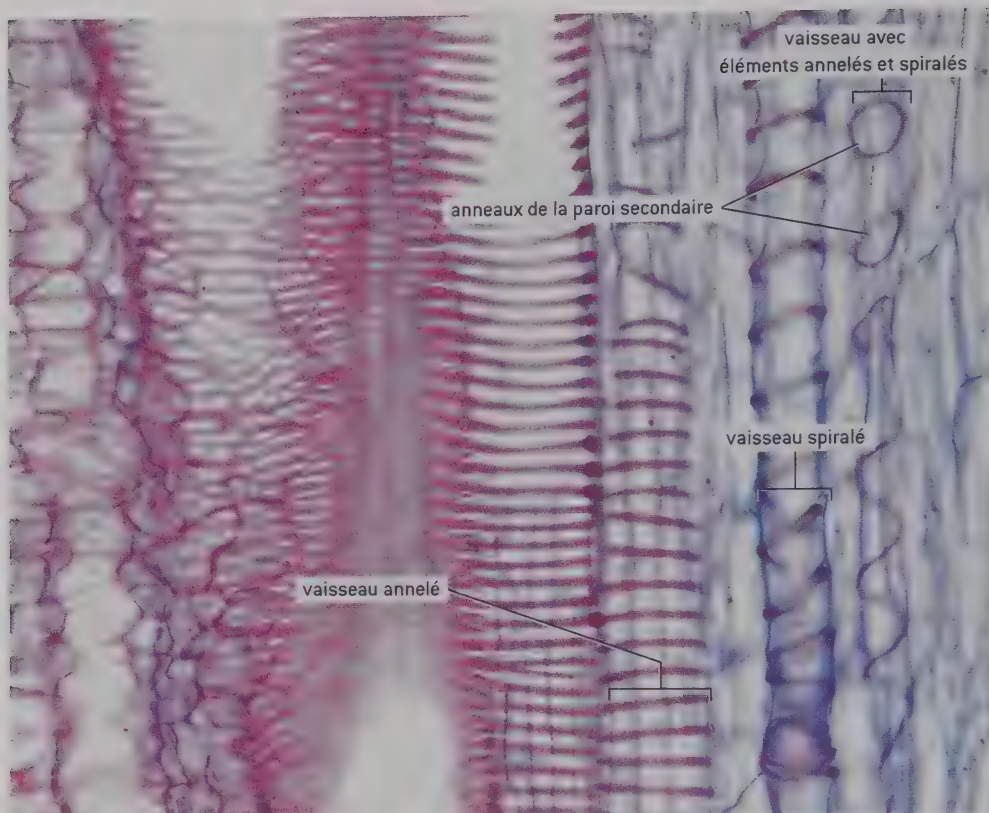
 Cette Fougère des rochers arides méditerranéens (*Cheilanthes vellea*) étale ses frondes ou les referme selon l'hygrométrie et l'ensoleillement.

Chez ces végétaux, l'absorption de l'eau et des ions minéraux peut s'effectuer par toute la surface, de même que celle du dioxyde de carbone à l'état dissous. Pour les Algues, végétaux aquatiques, l'eau n'est pas un facteur limitant. Pourtant certaines, sur l'estran marin, supportant une émergence plus ou moins longue et fréquente, retiennent l'eau par d'abondants mucilages (cf. chap. 6).

Les Mousses, aux tiges feuillées dépourvues de racines et de stomates, sont capables de coloniser les mêmes biotopes que les plantes supérieures, et même les plus pauvres en eau. En atmosphère humide, toute leur surface foliaire participe à l'absorption. Si l'air devient sec, la Mousse se déshydrate, elle entre en vie ralentie, pendant laquelle toute photosynthèse est impossible, jusqu'à la prochaine période d'humidité : c'est la *reviviscence*, qui concerne d'ailleurs quelques plantes supérieures, Fougères et même des plantes à fleurs. La vie de ces végétaux est donc soumise aux variations de teneur en eau du milieu, mais elles les tolèrent parfaitement.

Division du travail et interrelations

Si la plante verte, dans son ensemble, est autotrophe, ses différents organes – feuilles, tiges, racines – ont des spécialisations qui concourent à l'harmonie de l'ensemble. En particulier, le système racinaire, généralement souterrain⁸, est incapable d'assurer la photosynthèse. Il dépend, pour son alimentation, des substances organiques synthétisées dans les organes verts.



☞ Tous les organes des végétaux supérieurs sont parcourus par un réseau continu de tissus conducteurs apparent dans les nervures des feuilles. L'étude au microscope d'une coupe longitudinale de nervure permet ici de reconnaître les trachéides et les vaisseaux où circule la sève brute. La sève élaborée est, quant à elle, distribuée par les tubes criblés.

Celles-ci sont véhiculées par la sève élaborée jusqu'aux organes qui les utilisent (tissus en croissance, organes reproducteurs en développement) ou les accumulent (fruits, racines tubérisées, bulbes...). La sève élaborée circule dans des cellules très allongées, dont les parois transversales sont percées de cribles, d'où leur nom de *tubes criblés*. Ce sont cependant des cellules vivantes, contrairement aux éléments conducteurs de la sève brute qui sont morts, réduits à leur paroi.

Lorsque des substances stockées sont remobilisées, elles peuvent être redistribuées par la voie de la sève brute : c'est ce qui se passe au printemps lorsque, chez les arbres, les réserves accumulées dans le tronc permettent le débourrement rapide des bourgeons⁹.

Les interactions entre les différents organes d'une même plante ne sont pas seulement de nature trophique. Des substances agissant à faible dose sur la croissance des organes et sur leur différenciation interviennent dans l'édification harmonieuse du végétal. Ces régulateurs de croissance (auxines, gibbérellines, cytokinines...), appelés généralement « hormones végétales », interviennent dans l'architecture de la plante, dans la croissance des différents organes, dans la floraison et la fructification. Leurs mécanismes d'action suscitent encore de nombreuses recherches, mais déjà d'innombrables applications agricoles et horticoles témoignent de leur efficacité.

5 Ceux qui ne vivent pas d'air pur et d'eau fraîche

Certains végétaux (au sens traditionnel) ont besoin d'une nourriture plus consistante que l'eau et les sels minéraux : les uns par nécessité car privés de chlorophylle, d'autres apparemment par « gourmandise ». Ces derniers, quoiqu'autotrophes, ne dédaignent pas la « chair fraîche » animale. Mais, nous le verrons, ils ont sans doute quelques « excuses ».

Peut-on être un végétal sans posséder de chlorophylle ? On doit hésiter, si l'on se réfère aux chapitres 1 à 3, mais on connaît quelques cas, notamment chez des Orchidées, de plantes ayant perdu leur chlorophylle, sans doute par mutation (cf. chap. 6 et chap. 10).

Il n'en reste pas moins que l'impossibilité de réaliser la photosynthèse constitue alors un handicap majeur : à de rares exceptions que nous rencontrerons plus loin, les végétaux sont incapables de déplacements autonomes et ne peuvent se nourrir à la façon des animaux. Pourtant, ce handicap est surmonté par un nombre notable de plantes sans chlorophylle, même si le règne végétal est maintenant amputé de l'énorme ensemble des Champignons (cf. chap. 1). Les « vraies » plantes sans chlorophylle ont surmonté ce manque par des particularités anatomiques et biologiques souvent étonnantes, où les Champignons interviennent d'ailleurs parfois. Nous avons justifié (p. 15) pourquoi nous maintenons ces derniers dans notre propos, ne serait-ce que pour le plaisir d'évoquer leur étonnante diversité et leur rôle éminent dans la biosphère.



Heliamphora nutans, endémique carnivore des « tepuis », hauts plateaux isolés dans la forêt primaire du Venezuela.



 **Un Champignon du groupe des Pézizes** (Ascomycètes) : la coupe orangée n'est que sa partie reproductrice ; le reste de son organisme est formé de filaments blanchâtres (mycélium) visibles à sa base et pénétrant dans le bois pourrissant.

En l'absence de photosynthèse, les végétaux comme les Champignons doivent trouver dans leur milieu une source de nourriture organique, au moins des protéines et des glucides. Leur vie hétérotrophe est souvent fondée sur l'exploitation de telles substances contenues dans les cadavres et autres déchets organiques, production permanente et abondante de tous les vivants. À côté des organismes ayant cette nutrition **saprophytique** (de *sapros*, pourriture), d'autres, plus pressés, s'attaquent à d'autres êtres (végétaux ou animaux) en pleine activité¹. Ce sont pour la plupart des **parasites** (étymologiquement : « à côté » de leur victime). Celle-ci est qualifiée d'« hôte », terme consacré n'impliquant de sa part nulle invitation !

Comme le maître chanteur, le parasite doit ménager sa source nourricière, car il ne peut survivre à la mort de son hôte. Il arrive même que celui-ci trouve avantage à cette situation, en recevant diverses substances de son parasite. Il s'établit alors un échange réciproque de substances nutritives, situation qualifiée de **symbiose** (étymologiquement « vie en commun ») quand ces échanges sont suffisamment équilibrés, et qu'il devient difficile de déterminer qui est l'hôte et qui est le parasite (cf. chap. 6).

Les Champignons, entre végétaux et animaux

Pour de multiples raisons, tenant à leur organisation et à leurs modes de vie, les Champignons, monde à part, sont maintenant considérés comme formant un troisième règne (cf. chap. 2). Dépourvus de chloroplastes, donc incapables de photosynthèse, ce sont des hétérotrophes typiques au même titre que les animaux. Comme chez ces derniers, et contrairement au mode de nutrition, essentiellement minéral, des végétaux chlorophylliens, les molécules organiques qu'ils exploitent sont pour eux à la fois des matériaux de

construction et source d'énergie pour leur synthèse. Bien entendu, comme chez les animaux, les aliments organiques sont digérés, c'est-à-dire réduits en molécules plus petites absorbables par les cellules. La dégradation de certaines de ces molécules fournit de l'énergie par la respiration cellulaire ou, fréquemment, par le processus de fermentation.

Ici, point de tube digestif; les enzymes de digestion sont secrétées à l'extrémité des filaments mycéliens, au voisinage desquels se fait la transformation chimique dont les produits sont ensuite absorbés par les cellules. Les Champignons élaborent une variété d'enzymes colossale, et sont ainsi capables de dégrader n'importe quelle matière organique. Chaque espèce possède son propre arsenal qu'elle peut, en outre, adapter aux conditions du milieu et à la nourriture offerte. La croissance très rapide du mycélium et sa structure en fins filaments permettent d'explorer un très grand volume de matière, en exploitant successivement les zones vierges du substrat. L'action de décomposeurs des Champignons est donc particulièrement efficace.

Enfin, la paroi cellulaire du mycélium est tout à fait originale: la cellulose, constituant fibrillaire principal chez les végétaux, est ici presque toujours remplacée par de la chitine, un composé azoté que l'on trouve dans le tégument des Insectes, Crustacés et autres Arthropodes. Cette substance, presque inaltérable, confère aux Champignons une résistance exceptionnelle aux agressions par d'autres organismes.

Considérant la multitude des Champignons, leur «réussite» mondiale, beaucoup parlent à leur sujet de «stratégie» de survie et de conquête. Ces termes militaires sont souvent employés, mais il ne faut pas les interpréter de façon anthropomorphique: il n'y a nullement intention, volonté de vaincre, simplement utilisation des possibilités offertes par leurs caractères structuraux pour permettre au mieux l'exploitation des conditions du milieu. Si «l'intelligence végétale» imaginée par Maeterlinck avait la moindre réalité, la biosphère aurait certainement une autre allure!

Fossoyeurs, recycleurs et producteurs: les saprophytes

Le géant forestier a été abattu par la tempête. Son tronc énorme gît, écrasant la litière des feuilles mortes accumulées lors des derniers automnes. De l'un comme des autres, il ne restera bientôt plus qu'un amas de matière sombre, l'humus, peu

Principaux usages des Champignons

Alimentation humaine et industries alimentaires:

- Champignons comestibles (cueillette et culture).
- Levures: pain, boissons alcoolisées (vin, bière, cidre, poiré, hydromel...).
- Moisissures (*Penicillium*, *Mucor*): fromages fermentés.

Pharmacie et médecine (cf. chap. 11):

- Moisissures: antibiotiques, substances anti-rejet pour les greffes d'organes...
- Ergot du Seigle (*Claviceps*): divers médicaments et vitamines.



Quand la fructification du Champignon émerge de l'écorce, l'arbre est encore vivant mais condamné.



Souche pourrissante en cours de destruction par *Meripilus giganteus*.



Hêtre attaqué par le Champignon *Fomes tomentosa* (Amadouvier), celui-ci vit aux dépens du bois de cœur.

à peu incorporé au sol et masqué par de nouvelles litières. Si tout un monde animal, vers de terre, Insectes... a participé à la curée, les acteurs principaux de la destruction progressive du bois, comme des tissus foliaires ont été des *saprophytes*, Bactéries et Champignons. Seule l'activité des seconds est aisément perceptible : on observe leurs réseaux de filaments ramifiés (mycélium) qui se glissent sous l'écorce ou entre les feuilles mortes et, aux saisons chaudes et humides, la poussée de leurs organes reproducteurs. Il s'agit de leurs carpophores multiformes et multicolores, les seuls auxquels l'usage commun attribue le nom de « Champignons » alors qu'ils n'en sont que les fugaces et inconstants producteurs de spores.

L'exemple précédent n'est qu'un des aspects du « génie du recyclage » des Champignons saprophytes, qui sont cohorte en forêt. La matière organique qu'ils transforment en humus, étroitement associée aux minéraux du substrat, permet l'élaboration de la terre végétale, le « sol » au sens propre du terme, pellicule vivante et souvent fertile couvrant les roches du sous-sol. Les substances utiles prélevées par les plantes chlorophylliennes retournent ainsi au sol et sont de nouveau utilisables, en un cycle sans fin.

Amateur de carpophores, l'Homme a su, de longue date, reproduire par la culture le cycle annuel des Champignons comestibles. Il utilise le fumier (pour le Champignon de couche) ou des rondins de bois (notamment en Extrême-Orient, où les paysans chinois font croître sur du Frêne le « cœur parfumé »). L'absence de chlorophylle autorise la culture à l'obscurité, largement pratiquée dans les carrières souterraines des environs de Paris, de Picardie, d'Anjou... où les conditions favorables de température et d'hygrométrie varient peu au cours des saisons.

Des Champignons qui digèrent le bois

Le bois des arbres est constitué en majorité par des cellules mortes. Au cœur des arbres, elles sont mortes en totalité et plus ou moins imprégnées de tanin. À la périphérie du tronc, au contraire, l'aubier comporte une certaine quantité de cellules vivantes situées à proximité des vaisseaux conduisant la sève ou groupées en rayons. Entre l'aubier et le liège, tissu mort formant l'écorce du tronc, se trouve une mince couche de tissu vivant qui intervient dans la conduction de la sève élaborée, riche en sucres.

Des Champignons très nombreux s'attaquent de manières variées à tous ces aliments potentiels. Certains se nourrissent uniquement des cellules vivantes ; ce sont des parasites obligatoires comme le Faux Amadouvier (*Phellinus igniarius*) d'autres comme l'Amadouvier (*Fomes fomentarius*) ne se contentent pas du contenu cellulaire, ils attaquent aussi les parois des cellules et poursuivent leur besogne une fois que l'arbre a été tué sous l'effet de leur activité. Ils sont donc à la fois parasites et saprophytes.

Les cellules vivantes du bois ont pourtant des défenses chimiques efficaces contre d'autres espèces. Ainsi, le Polypore soufré (*Polyporus sulfureus*) respecte l'aubier. S'in-

troduisant à la faveur d'une blessure de l'arbre, il se nourrit du bois mort au cœur du tronc : il vit donc en saprophyte sur un arbre vivant. Mais il peut en provoquer la mort, car il diminue la résistance mécanique du fût, susceptible de se casser à la première bourrasque. D'autres espèces de Champignons ne s'attaquent qu'au bois des arbres morts ou aux souches. Enfin, le *Bulgaria inquinans* aux carpophores noirs, visible sur les arbres abattus, chênes provisoirement stockés en marge des routes forestières, ne consomme que les tissus vivants périphériques des troncs de Chêne et seulement après la mort de l'arbre.

Chaque Champignon est ainsi caractérisé par un régime alimentaire très strict. Mais il est à remarquer que l'attaque du bois est une prouesse biochimique, certains de ses constituants étant très difficilement dégradables, en particulier la lignine qui incruste la paroi des cellules. Des Champignons, ainsi que quelques Bactéries, sont les seuls êtres vivants capables de le faire. Leur « domestication » est à l'étude dans l'industrie papetière qui pourrait par leur utilisation réduire ses rejets polluants.

Utiles fossoyeurs... parfois trop zélés

Le rôle des Champignons dans la biosphère est fondamental. En compagnie des Bactéries, ils détruisent la matière organique et remettent en circulation les éléments chimiques bloqués dans les tissus animaux ou végétaux. Ces éléments seront repris par les autotrophes, assurant ainsi le déroulement des grands cycles trophiques. Que se passerait-il si la matière végétale synthétisée au cours des saisons n'était pas décomposée après la mort des plantes ? Les tourbières, où cette décomposition est très faible, nous en donnent une idée. La vie des plantes qui peuplent ces milieux très spécialisés est d'ailleurs très difficile, l'accumulation de la matière organique rendant leur sol asphyxiant.

Plus généralement, en l'absence des organismes décomposeurs créateurs du sol, la végétation chlorophyllienne, notamment la couverture forestière, s'installe difficilement. Il en est ainsi sur un affleurement de roche nue, falaise, front de carrière ou talus récent de route. Ce n'est que peu à peu qu'augmentent la masse végétale et simultanément la matière organique du sol. Au fur et à mesure qu'elle croît, l'activité des saprophytes augmente, et contribue à son tour à fabriquer davantage d'humus et à favoriser la végétation productrice de déchets. Ainsi, la consommation des saprophytes n'épuise pas leurs ressources alimentaires, mais aboutit à leur assurer de plus en plus de nourriture. Ce « cycle vertueux » n'est-il pas « génial » ?

Le génie destructeur des Champignons saprophytes ne nous est pas toujours utile. Il peut provoquer des ravages dans les denrées stockées ou les matériaux que nous utilisons. Dans les régions chaudes et humides, aucune substance organique ne résiste à leurs attaques : papier (des bibliothèques peuvent être anéanties), matières plastiques, et

Les tourbières résultent de la prolifération dans des marécages de divers végétaux, notamment des Mousses et des Sphaignes, engendrant d'importantes quantités de matière organique. Du fait du peu d'oxygène disponible, la décomposition de celle-ci est vite bloquée et elle s'accumule en donnant la tourbe. La formation des tourbières nécessite un climat humide en permanence ; elle est également favorisée par les températures modérément froides, freinant la décomposition des matières organiques tout en permettant la croissance végétale. Fréquentes en basses montagnes (Vosges, Jura, Auvergne, Écosse...), elles couvrent la quasi-totalité de la taïga humide subarctique. Par suite du caractère asphyxiant du sol, et souvent de sa forte acidité, la végétation des tourbières est extrêmement originale, qu'il s'agisse de plantes carnivores, de Mousses, d'Algues et de Champignons spécifiques, expression du « génie végétal » apte à la conquête de ces milieux extrêmes.

Ces espèces (végétaux, Champignons et animaux, notamment Insectes, qui en dépendent) sont souvent rares, et menacées de disparition en cas de destruction des tourbières. L'étude des pollens fossiles (palynologie) conservés au sein des couches de tourbe a montré en outre que les tourbières sont des « archives » ayant enregistré les multiples variations de la végétation et des climats du quaternaire. Les tourbières constituent ainsi des milieux de grande valeur patrimoniale ; souvent menacées par les tentatives de mise en valeur agricoles (drainage, amendements, plantations...), elles méritent d'être préservées.



Les tourbières d'Irlande accumulent sur de vastes étendues des matières végétales, exploitées pour l'horticulture.



D'énormes bombements de tourbe imprégnée de glace (palses) s'observent dans le subarctique au sein de la taïga [voir photo p. 148]. (Poste-de-la-Baleine, Québec.)

Les tourbières ont une flore originale, et très menacée : ici, la Droséra à longues feuilles, plante insectivore très rare et protégée en France.

naturellement le bois. La Mérule (*Serpula lacrymans*), particulièrement redoutable, peut provoquer l'effondrement de bâtiments et, au temps de la marine en bois, a anéanti nombre de vaisseaux, parfois avant leur lancement. La flotte de l'amiral Nelson aurait subi du fait de la Mérule, des pertes dépassant celles dues aux plus violents affrontements avec les escadres napoléoniennes : en 1815, ce Champignon avait détruit plus de la moitié de la flotte anglaise.

Les saprophytes, chimistes « géniaux »

Chaque espèce de Champignon ou de Bactérie hétérotrophe a des exigences alimentaires strictes, attaquant un nombre limité de substances et en respectant d'autres. Ainsi, la pourriture blanche du bois (*Phanaerochaete chrysosporium*) détruit la lignine mais respecte la cellulose, constituant de la pâte à papier : d'où son utilisation possible dans le traitement des bois en papeterie, en place des traitements chimiques, générateurs de graves pollutions des eaux, utilisés jusqu'à aujourd'hui.

Les Champignons, comme tous les vivants, libèrent des déchets, mais si originaux que l'Homme en a tiré empiriquement parti depuis la plus haute antiquité. Il en a domestiqué maintes espèces, alors qu'il n'en soupçonnait même pas la nature. Levures et moisissures, mais aussi Bactéries lactiques sont devenues de précieux auxiliaires des industries alimentaires en boulangerie, brasserie, fromagerie, œnologie... Les boissons fermentées, aux effets déjà évoqués par la Bible, mais aussi le pain, sont l'œuvre de Levures, transformant les sucres en alcool et gaz carbonique. Les fromages doivent leurs arômes à divers *Penicillium* (moisissure) dont le plus célèbre teinte de bleu-vert le roquefort. Aussi, ces acteurs presque invisibles sont à l'origine d'immenses empires financiers dans les domaines des industries agroalimentaires et pharmaceutiques.

Poisons à usages multiples

Chaque année apporte de nouvelles preuves de l'étonnante activité métabolique des Champignons comme de beaucoup d'autres microorganismes saprophytes ou symbiotiques, « génies » des recombinaisons moléculaires. Chacun connaît l'origine de la pénicilline, l'antibiotique le plus célèbre parmi beaucoup d'autres, découvert en 1929 par Flemming. Plus récemment découvertes, des substances immunodépressives extraites de Champignons autorisent les greffes d'organes chez l'Homme : cyclosporine et FK306 (cf. chap. 11).

D'autres substances fabriquées par les Champignons mériteraient, au même titre que les précédentes, le nom d'antibiotiques



Champignon banal ? Ce Cortinaire montagnard (*Cortinarius orellanus*) est redoutable ; son ingestion conduit à la mort... après un long sursis, ce qui l'a longtemps écarté de la liste des Champignons mortels.



 **Beaucoup de Champignons parasitent des plantes**, mais il en est aussi qui vivent aux dépens d'autres Champignons. Ici, un Bolet (*Boletus parasiticus*) vit aux dépens d'une Vesse-de-loup.

(littéralement: «contre' ce qui vit»). Ce sont notamment les redoutables poisons des Champignons les plus toxiques. Certains ont des effets rapides sur le système nerveux et la circulation (Amanite tue-mouches...), d'autres ne semblent pas pressés de procurer une mort pourtant inéluctable. Le pouvoir de l'Amanite phalloïde est connu de longue date: on n'a pas oublié le sort tragique de l'empereur romain Claude I^{er}. D'autres Champignons, notamment des Lépiotes, des Cortinaires... ne furent, en revanche, reconnus mortels que récemment, au terme d'une véritable enquête policière pour le superbe et redoutable *Cortinarius orellanus*. Que dire aussi des cancers du foie produits par les aflatoxines de certaines moisissures (*Aspergillus*) contaminant des denrées mal conservées (Arachides...), ou des effets génétiques des dérivés hallucinogènes de certains Coprins et de l'Ergot du Seigle?

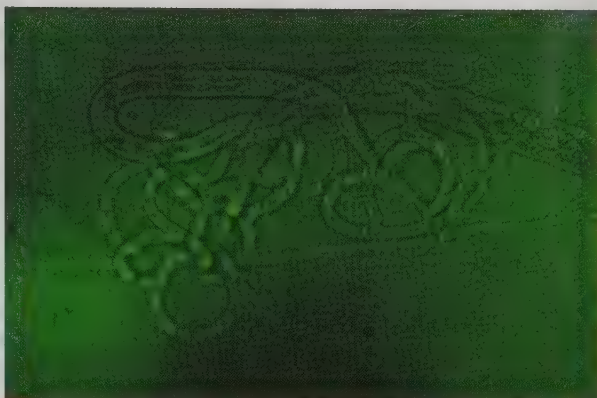
Les actions spécifiques de ces sécrétions peuvent rendre compte de l'antagonisme entre Champignons d'espèces différentes. Ainsi, le destructeur de bois résineux *Phaeolus* ne mêle jamais son mycélium à celui du *Sparassis crispus*. Nous verrons plus loin comment des arbres forestiers peuvent bénéficier de tels antagonismes.

Champignons braconniers: gluaux et collets

La capture des proies n'est pas le strict apanage des animaux: les Champignons prédateurs de Nématodes ont à cet égard une activité diabolique!

La terre végétale est parcourue par le mycélium filamenteux de nombreux Champignons, dont certains complètent leur régime alimentaire en capturant les animaux microscopiques abondants dans le sol. Leurs proies sont surtout des Nématodes, minus-

cules vers à tégument rigide et non annelés (à la différence des *Lombrics*). Les divers pièges utilisés feraient envie aux braconniers de nos campagnes. À la façon des oiseleurs, *Stylopaga* enduit son mycélium d'une véritable glu de redoutable efficacité. Les filaments de *Dactylella* sont munis d'expansions en forme de boutons adhésifs. D'autres Champignons prédateurs produisent des collets, très perfectionnés chez *Dactylaria*. Malheur au Nématode qui s'engage dans un de ces anneaux mycéliens, formé de trois cellules qui se dilatent presque instantanément par absorption d'eau, étranglant inexorablement la malheureuse victime ! Le Champignon n'avale cependant pas sa proie ; en bon saprophyte, il se nourrit du cadavre en y faisant pénétrer son mycélium.



Un Ver Nématode imprudent s'est glissé dans les collets de l'*Arthobotrys dactyloides*, un Champignon du sol. En moins de dix secondes le collet s'est gonflé, immobilisant la proie. Celle-ci sera envahie par des filaments mycéliens qui absorberont son contenu.

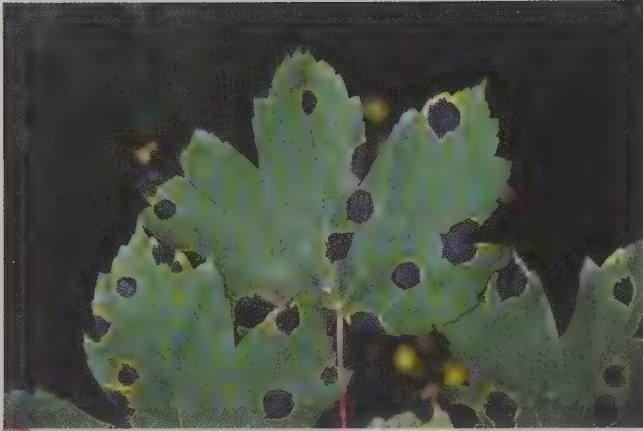
L'étude de ces Champignons prédateurs pose quelques problèmes. L'un d'eux concerne la rapidité de réaction du mycélium chez *Dactylaria*, phénomène rare chez les végétaux (le cas de la *Sensitive*, plante à fleurs, est cependant bien connu). Le piège mycélien ne reconnaît pas sa proie : il se ferme immédiatement autour d'une fine baguette de verre. Cependant, cultivés en l'absence de Nématodes, ces Champignons ne forment pas de boucles ; celles-ci apparaissent dès qu'on introduit des Nématodes dans la culture. Ainsi, par les substances chimiques qu'ils secrètent, ceux-ci deviennent les instruments de leur propre mort. Illustration d'un phénomène général : l'activité biologique de toute proie engendre des signaux chimiques, optiques ou acoustiques, intéressant le prédateur.

Beaucoup de ces Nématodes sont nuisibles aux cultures céréalières, maraîchères ou horticoles, mais l'utilisation de ces champignons comme auxiliaires (lutte biologique) semble aujourd'hui difficile².

Ceux qui n'attendent pas le décès...

Sur un Hêtre parasité, abattu mais non déraciné, apparaissent sur la partie restée verticale (la « chandelle ») de son fût brisé les carpophores en console du Polypore amadouvier. La présence des mêmes fructifications sur le « volis » fracassé au sol montre que, de longue date, à la faveur d'une blessure, le mycélium de l'Amadouvier avait insidieusement envahi et fragilisé la charpente de l'arbre en en consommant les tissus ligneux (voir l'encadré p. 92). Le Champignon ne meurt pas après la mort de l'arbre : il se comporte comme saprophyte. Cependant, il s'est initialement développé aux dépens de l'arbre vivant, dont il était alors parasite, mais pas vraiment, car se nourrissant des tissus morts du bois de cœur.

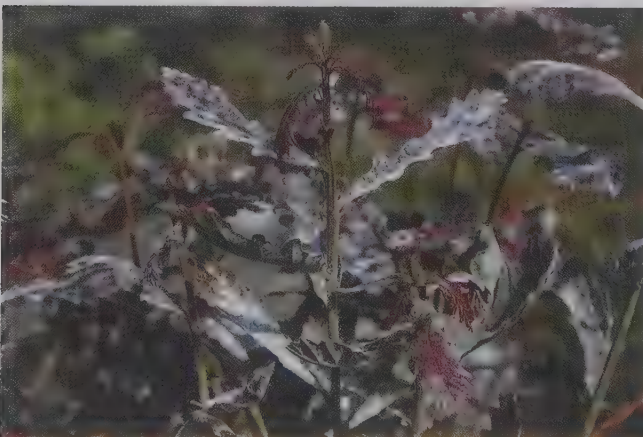
Cet exemple illustre l'impossibilité, en biologie, d'établir des coupures tranchées entre les phénomènes et/ou les êtres. Le monde vivant est un réseau d'enchaînements multiples, que seule l'idée d'évolution permet d'analyser et de comprendre.



Le Rhytisme de l'Érable se manifeste par des taches caractéristiques sur les feuilles. Il ne cause que de faibles dommages à son hôte.



L'Armillaire (*Armillaria mellea*) peut causer de sérieux dégâts aux arbres affaiblis par d'autres causes...



Jeune pousse de Chêne recouverte par un Oïdium, ou « blanc ».

L'Amadouvier ne s'attaque qu'aux arbres affaiblis, par exemple à la suite de blessures causées par une tempête ou par des Insectes comme les Scolytes : les forestiers le nomment parasite d'équilibre. Soumis aux blessures de l'élagage et aux multiples pollutions urbaines, les arbres des villes sont fréquemment victimes de tels parasites. Certains finalistes vous diront alors qu'ils se défendent contre les gaz d'échappement en laissant choir de lourdes branches sur les voitures... Qui sait? Mais la lutte est par trop inégale!

Les Champignons s'attaquant aux tissus vivants sont d'incontestables parasites, agents d'innombrables maladies cryptogamiques dont la seule énumération occuperait quelques centaines de pages. Les animaux ne sont pas exempts de ces maladies (voir l'encadré ci-contre), mais les végétaux, notamment les plantes cultivées, sont concernés en premier lieu. Les dégâts causés par ces maladies parasitaires ont d'énormes incidences économiques et parfois sociologiques. La dernière famine en Europe occidentale fut provoquée en Irlande (1845) par le Mildiou de la Pomme de terre. L'anéantissement des cultures fit des millions de victimes et entraîna une importante vague d'immigration vers les États-Unis.

En raison des prodigieuses facultés de dissémination des végétaux (cf. chap. 8), comme des Champignons, les maladies cryptogamiques peuvent se répandre de façon foudroyante : l'Homme a d'ailleurs, dans bien des cas, contribué à leur propagation, notamment entre les Amériques et l'Ancien Monde : le Mildiou et l'Oïdium de la Vigne en sont des exemples célèbres. Un cas plus curieux concerne la « maladie hollandaise » de l'Orme, due au Champignon *Ceratocystis* propagé par un Coléoptère

Quelques maladies cryptogamiques

Des animaux

– Chez l'Homme : teigne, aspergillose pulmonaire, candidose (muguet), mycoses cutanées (pityriasis versicolor)...
 – Champignons parasites de chenilles : *Cordyceps*, utilisés en lutte biologique dans les forêts canadiennes ; *Beauveria*, agent de redoutables épizooties chez le Ver à soie.

Des végétaux

– Innombrables maladies cryptogamiques : les plus importantes économiquement sont dues à des parasites spécifiques.
 – Parasites de la Vigne : Mildiou, Oïdium...
 – Parasites de la Pomme de terre : Mildiou, gales...
 – Parasites des céréales : rouilles, caries, charbons, du Blé et du Maïs, ergot du Seigle...
 – Parasites des arbres forestiers : « encre » et chancre du Châtaignier, pourridié (Armillaire), « maladie hollandaise » de l'Orme, Oïdium du Chêne...



Après s'être nourri de la substance de ce Coléoptère et l'avoir tué, ce Champignon (*Cordyceps*) a fructifié en formant des sortes de grandes antennes.

(Scolyte). Il semble que ce parasite ait existé voici quelques siècles en Europe, sous une forme relativement bénigne. Au XIX^e siècle, introduit accidentellement aux États-Unis par des Ormes européens malades, le Champignon a exalté sa virulence en contaminant des Ormes américains... dont quelques sujets parasités ont malheureusement repassé l'Atlantique. Apparue aux Pays-Bas en 1919, d'où son nom de « maladie hollandaise », la maladie à virulence accrue s'est propagée dans toute l'Europe de façon explosive. Tous ces exemples démontrent l'impérieuse nécessité d'un rigoureux contrôle sanitaire des végétaux et Champignons aux frontières.

L'expansion de la plupart de ces maladies cryptogamiques est cependant limitée car l'essentiel de ces Champignons ne peuvent attaquer qu'un hôte d'espèce (ou de variété) déterminée. Ainsi, le Mildiou de la Pomme de terre est totalement différent de celui de la Vigne. Cette adéquation plus ou moins étroite entre le parasite et son hôte (spécificité parasitaire), qui ne concerne d'ailleurs pas que les Champignons, est parfois très étroite. Ainsi, parmi les variétés de Blé tendre, certaines résistent à la Rouille (*Puccinia tritici*), alors que d'autres y sont particulièrement sensibles. Notons aussi que ce Champignon a, comme beaucoup d'autres, une double spécificité, son cycle complet le faisant passer du Blé à l'Épine-vinette

L'action du parasite sur l'hôte

Le parasite tire tout ou partie de sa nourriture aux dépens de son hôte. Celui-ci est affaibli par cette action spoliatrice, qui en outre se double de symptômes variés, résultats des interactions entre les deux parties :

– nécroses, taches colorées, manifestations de l'altération puis de la mort des tissus infectés ;
 – modifications de la physiologie de l'hôte. Ex. chez l'Orme : obstruction des vaisseaux entraînant la sécheresse et la mort des rameaux ;

– modification de la croissance de l'hôte, perturbations de la régulation de son développement sous l'effet des sécrétions du parasite, ramifications anormales (ex. : balais de sorcières) ;
 – tumeurs et galls ;
 – déformations des feuilles (cloques, frisolée) ;
 – gigantisme, ou au contraire nanisme ;
 – perturbations de la sexualité de l'hôte (castration parasitaire) : Euphorbe parasité par la Rouille du Pois, Ergot du Seigle...



 Un Champignon parasite du groupe des Rouilles a provoqué une croissance anormale des feuilles de cette Joubarbe « toile d'araignée ».



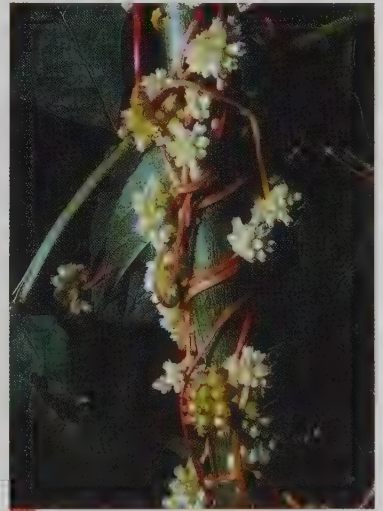
 L'Euphorbe petit-cyprès (*Euphorbia cyparissias*) (a) devient stérile et change de forme (b) sous l'effet d'une Rouille (*Uromyces pisi*) qui achève son cycle de reproduction sur le Pois.



Deux individus de Genêt à balais (*Cytisus scoparius*): l'un est en fleurs; l'autre (à gauche), parasité (« assoiffé ») par l'*Orobanche rapum-genistae*, économise l'eau en perdant ses feuilles et en cessant de fleurir.



Une belle Orobanche (*Orobanche ramosa*), parasite de nombreuses plantes sauvages et cultivées (notamment le Tabac).



La Cuscuta d'Europe, liane munie de suçoirs, embrasse les plantes du bord des eaux avant de les affamer.

(*Berberis vulgaris*). En revanche, la maladie de l'Orme attaque la plupart des Ormes européens, au point de menacer d'extinction leurs peuplements; si celle-ci était complète, il s'agirait sans doute du seul exemple de l'anéantissement d'une espèce par un parasite. En effet, dans la plupart des cas, on a constaté l'apparition de variétés résistantes au sein d'espèces soumises à une attaque parasitaire: phénomène d'ailleurs beaucoup plus général, manifestation du caractère universel et permanent de l'évolution du vivant (cf. chap. 10).

Les Champignons parasites exercent des effets très différents sur les organes vitaux de leurs hôtes. D'autres provoquent une prolifération locale, anormale, de leurs tissus: cas de



Bien que chlorophyllien, le Gui (*Viscum album*) est un parasite ; il est ici en train de s'installer sur les branches d'un Alisier.



Le Mélampyre à crêtes (*Melampyrum cristatum*) possède sur ses racines des suçoirs lui permettant de prélever de l'eau et des ions aux dépens des plantes voisines. Cette espèce chlorophyllienne est dite hémiparasite.

l'Ergot du Seigle au sein duquel s'élaborent de puissants poisons. La plante parasitée peut être méconnaissable, et en outre rendue stérile : la Rouille de l'Euphorbe en est un exemple classique.

Un mot enfin sur les Bactéries. Il serait trop long d'évoquer les maladies bactériennes, les Bactéries n'étant ni des Champignons ni des végétaux (cf. chap. 1) et peu d'entre elles affectant les plantes. Signalons seulement les étonnantes tumeurs malignes, analogues à des cancers, dues à *Agrobacterium tumefaciens*, et dont le génie humain a tiré parti pour la réalisation d'organismes génétiquement modifiés (OGM) (cf. chap. 11).

Les plantes parasites : un monde superbe ou étrange

Dans quelques familles d'Angiospermes existent des espèces parasites. Beaucoup sont dépourvues de chlorophylle, bien que possédant des feuilles, alors réduites à des écailles blanchâtres ou au contraire vivement colorées. Les exemples les plus familiers et les plus nombreux dans la flore européenne sont les Orobanches (une quarantaine d'espèces en France). Elles enfoncent des suçoirs, sortes de racines transformées, dans les racines de plantes-hôtes chlorophylliennes, détournant à leur profit l'eau, des ions minéraux et les substances organiques contenues dans la sève brute et la sève élaborée de leur victime.

L'organisation florale de ces parasites révèle leur parenté avec des plantes autotrophes, ce qui conduit à penser que ces végétaux ont perdu la faculté de synthétiser la chlorophylle à un moment de leur évolution : il s'agit au sens strict de « handicapés » de la photosynthèse. Sont-ils devenus parasites à la suite de cette perte, ou bien le fait pour eux d'être parasites aurait-il permis (ou provoqué) cette transformation ? Voilà ce qui fait penser au problème dialectique de l'œuf et de la poule ! Cependant, les descendants d'une plante verte perdant leur autotrophie sont condamnés s'ils ne sont pas assurés d'une autre source de nourriture. En revanche,



Trois parasites internes dont seules les fleurs sont visibles. a. Seules, les énormes fleurs des *Rafflesia* d'Indonésie sont visibles à la surface du sol. Le reste de la plante parasite est inclus dans les racines des *Cissus*, lianes tropicales proches de la Vigne ; b. La curieuse inflorescence du *Cytinet* [*Cytinus hypocistis*] est la seule partie visible de ce parasite, logé à l'intérieur des racines des Cistes ; c. Champignons ? En fait, épis denses de minuscules fleurs de *Cynomorium coccineum*, parasite interne des plantes des vases salées méditerranéennes ;

il existe des végétaux qui, pourtant chlorophylliens, sont parasites d'autres plantes : ici encore, la limite est floue entre le vert autotrophe et le décoloré hétérotrophe ! Le Gui en est l'exemple le plus connu, mais des plantes placées usuellement dans les Scrophulariacées (Mélampyres, Euphraises, Pédiculaires...), ainsi que les *Striga*, qui ravagent les cultures sahéliennes, sont des parasites d'autres végétaux malgré leurs feuilles d'apparence normale. Récemment, l'étude de leur ADN a d'ailleurs conduit à les classer dans la famille des Orobanchacées : elles seraient des Orobanches en devenir... En



Cette Orobanche (*Orobanche gallii*) est parasite de nombreuses plantes de la famille des Rubiacées (ici, un Gailllet des dunes littorales).



Orobanche amethystea fixée sur son hôte spécifique, le Panicaud des champs.

effet, le parasitisme ne leur a pas imposé la perte de la photosynthèse, mais celle-ci pourrait sans doute être tolérée par la plupart de ces espèces.

Les plantes parasites peuvent être fixées de diverses façons sur leurs hôtes. Ainsi, les Cuscutes les enserrent dans le lacs de leurs tiges volubiles, plaçant au hasard leurs suçoirs n'importe où sur les tiges et les feuilles ; les Orobanchacées se fixent dans le sol sur les racines des plantes chlorophylliennes. Surtout répandues dans les régions tropicales, les Balanophoracées et Rafflésiacées envahissent littéralement leur hôte. Leur appareil végétatif est alors généralement réduit à des filaments décolorés se glissant dans la profondeur des tissus de la plante chlorophyllienne, celle-ci leur fournissant la totalité de leur alimentation. À un moment, leurs inflorescences sortent par effraction, sous les formes les plus diverses : massues rouge sombre couvertes de milliers de fleurs millimétriques chez les *Cynomorium* des sols salés méditerranéens, bouquets au ras du sol des Cytinets portés par les Cistes de notre Midi. Enfin, sont particulièrement spectaculaires, les énormes fleurs à odeur repoussante, pouvant atteindre un mètre de diamètre, des *Rafflesia* indonésiens, parasites de lianes voisines de la Vigne, les *Cissus*.

Beaucoup d'Angiospermes parasites s'attaquent à une large gamme d'hôtes : ainsi, de nombreuses Cuscutes, ou l'Orobanche mineure, sont très ubiquistes ; en revanche, l'Orobanche du Gailllet ne peut se fixer que sur des Rubiacées, tandis que celles du Lierre, de l'Angélique ou de la Sauge glutineuse sont étroitement inféodées à un hôte déterminé.

Comment le parasite peut-il rencontrer sa « victime » ? Seules ont quelque chance de réussite les plantes produisant un nombre considérable de graines ; de plus, ces graines sont généralement très légères : chez les Orobanches, comme chez les *Rafflesia*, elles

forment une poudre impalpable (moins de 0,5mm chez les premières) disséminée par le vent. Une fois au sol, ces graines ne germent qu'en présence de substances chimiques secrétées par les racines de l'hôte; encore faut-il que la distance de ces dernières avec la graine du parasite ne soit pas trop grande, de l'ordre du centimètre. C'est donc essentiellement l'abondance des semences qui permet la survie de ces parasites.

Les plantes-hôtes cèdent au parasite de nombreuses substances organiques et beaucoup d'eau, que les Orobanches, en particulier, absorbent en quantité considérable. Il en résulte des dommages parfois graves sur les cultures, surtout dans les régions à climats secs. Les Cuscutes font littéralement le vide dans les prairies; l'Orobanche rameuse ravage les champs de Tabac. Dans ce dernier cas, le sol est littéralement infesté par un nombre prodigieux de graines du parasite. Comment s'en débarrasser? Celui-ci étant ubiquiste, une élégante méthode de lutte biologique, l'utilisation de plantes-pièges, permet de résoudre le problème. Elle consiste à semer une autre espèce sensible (généralement du Chanvre), dont les jeunes plants suscitent la germination des graines de l'Orobanche. On sait que, dès la germination déclenchée, la plantule en croissance perd toute résistance: celles du parasite sont alors éliminées en quasi-totalité par un simple labour.

Notons enfin que plusieurs plantes à fleurs sans chlorophylle (le Monotrope, diverses Orchidées) ne sont qu'indirectement parasites d'autres plantes (nous y reviendrons).

Les végétaux à la chasse aux animaux

À côté des Champignons braconniers déjà cités, des végétaux verts, pourtant autotrophes, les plantes carnivores, sont capables de prédation. Encore faut-il se demander si la capture des proies est suivie de la digestion et de l'absorption ultérieure de substances nutritives: disons tout de suite que la réponse, positive nous le verrons, justifie leur qualification. Ni le prédateur, ni sa proie n'étant ici microscopiques, la singularité de ces végé-



Les principales plantes carnivores

Les plantes carnivores à fleurs n'existent que dans quelques groupes (ou «ordres») de familles apparentées. Certains genres sont parfois localisés en de minuscules territoires; d'autres, à distribution mondiale, ont cependant leurs espèces très inégalement réparties, en majorité dans l'hémisphère sud. Retenons ici les plus importantes ou les plus connues.

FAMILLES	GENRES (nombre d'espèces)	AIRE GÉOGRAPHIQUE
Droséracées	<i>Aldrovanda</i> {1}	Ancien Monde, rare partout
	<i>Dionea</i> {1}	États-Unis(limite Caroline du Nord et du Sud)
	<i>Drosera</i> (env. 100)	Monde entier, nombreuses en Australie
	<i>Drosophyllum</i> {1}	Côte atlantique, du Portugal au nord du Maroc
Lentibulariacées	<i>Genlisea</i> (env. 35)	Régions tropicales Amérique du Sud, ouest Afrique, Madagascar
	<i>Pinguicula</i> (env. 50)	Régions froides hémisphère N. Amérique N. et tropicale, Andes
	<i>Utricularia</i> (env. 208)	Hémisphère N., régions froides Hémis. S., surtout régions tempérées et tropicales
Nepenthacées	<i>Nepenthes</i> (env. 70)	Madagascar, surtout S.-E. Asie
Sarracéniacées	<i>Sarracenia</i> {9}	Façade atlantique États-Unis, Canada
	<i>Heliamphora</i> {5}	Guyane, Venezuela

(D'après Marcel Lecoufle, *Comment choisir et cultiver vos plantes carnivores*, Bordas, 1989.)



 Dans les tourbières, les plantes carnivores (ici, *Drosera intermedia*) trouvent un complément de nourriture palliant la pauvreté du sol.



 Sur les feuilles jaunâtres de la Grassette (*Pingicula vulgaris*) se collent de minuscules moucherons.

taux est connue de longue date. Depuis Darwin, dont l'esprit universel ne pouvait manquer de s'attacher à leur étude, elles ont passionné aussi bien les scientifiques que les amateurs de curiosités naturelles. À l'égard des plus crédules de ceux-ci, quelques explorateurs de contrées lointaines ont fait preuve d'imagination délirante. Auteur d'une remarquable synthèse sur les végé-

taux carnivores, Pierre Jolivet³ relate avec humour quelques-unes des légendes encore vivaces au début du XX^e siècle, ainsi les redoutables et mythiques «arbres mangeurs d'hommes» de Madagascar ou de Mindanao!

Gaston Bonnier fut sans doute le dernier à écrire, dans sa *Grande Flore*, à propos des Droséras: «on a décrit ces plantes comme carnivores, capables de digérer [les] Insectes [...] Des expériences précises ont montré qu'il n'en était rien». C'est peut-être l'un des rares reproches pouvant être fait à cette œuvre magistrale, encore aujourd'hui sans équivalent⁴, mais reconnaissons qu'à l'époque de sa rédaction, rien ne permettait de démontrer la réalité de la «carnivorie végétale». Bonnier s'appuyait sur le fait que ces plantes peuvent être cultivées en l'absence d'Insectes ou d'autres proies potentielles: ce qui est vrai, à condition de leur fournir les nutriments nécessaires, notamment des substances azotées. Même si des Insectes sont capturés, ils ont pu se décomposer sur place sous l'action de Bactéries, sans être pour autant digérés par la plante. Celle-ci serait alors saprophyte, au moins partiellement, si elle absorbait les substances organiques issues de cette décomposition. En cas de minéralisation totale de ces substances, la différence avec les plantes autotrophes serait insignifiante, la plupart de celles-ci étant capables d'absorption par leurs feuilles. Les doutes de Gaston Bonnier n'étaient donc pas injustifiés.

Cependant, des études récentes démontrant la sécrétion d'enzymes digestives par l'épiderme des feuilles-pièges, et l'utilisation de substances marquées (radio-isotopes) prouvant que ces pièges sont capables d'absorber les substances «digérées», ont définitivement établi la

«carnivore» de la plupart d'entre elles. Il est à noter que la sécrétion d'enzymes dépend de l'importance de la proie. Des cas «d'indigestion» (avec nécrose du piège) ont été observés selon Pierre Jolivet. Celui-ci cite par ailleurs une «fausse carnivore» : l'africaine *Roridula*, dépourvue d'enzymes, bien que ses poils gluants en fassent un excellent «attrape-mouches» (voir encadré p. 114). Ce cas illustre la nécessité d'une analyse expérimentale minutieuse, notamment en biologie, pour ne pas tomber dans le piège des conclusions hâtives... à la façon des Insectes attirés par la fausse rosée des Droséras.

Dans la plupart des cas, les plantes carnivores croissent dans des milieux fortement déficients en ions indispensables, notamment en nitrates : tourbières, sols sableux très acides, rochers... certaines étant même épiphytes sur des arbres tropicaux. Leurs proies, dont les dimensions dépendent de celles des organes de capture, toujours formés de feuilles transformées, constituent alors un complément nutritionnel indispensable.

Pièges immobiles : bandes collantes, urnes, nasses...

Si les plantes carnivores ont des fleurs sans particularités notables, leurs feuilles élaborent des pièges extrêmement variés, parfois fort compliqués⁵. Le modèle le plus simple, chez les Grasettes (*Pinguicula*), est constitué par la surface gluante de la feuille, où se collent de minuscules moucherons. Chez certaines espèces, notamment européennes, on assiste, après la capture, au très lent enroulement de la marge foliaire, ce qui fait disparaître la proie au regard et en facilite sans doute digestion et absorption. On passe ainsi d'un piège immobile, passif (la surface collante) à un piège actif, tout au moins mobile (l'enroulement).

Un piège presque analogue est celui de l'une des rares plantes carnivores croissant en milieu sec, la Drosophylle, observable en quelques sites arides, sables ou rochers siliceux, près du littoral du Portugal et du Maroc. Sur ses longues feuilles hérissées de prolongements gluants, souvent



Petite Mouche (Drosophile) capturée par une Grasette. Les sécrétions collantes des glandes pédicellées de la feuille immobilisent la proie. D'autres glandes émettent des enzymes qui la digéreront.



Une Sarracénie, espèce américaine carnivore à urnes, naturalisée dans une tourbière du Dauphiné.



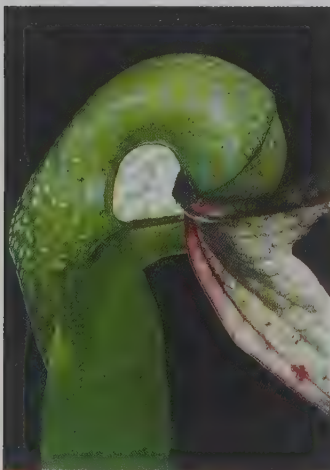
Nepenthes accrochés aux arbres de la forêt tropicale de Madagascar.



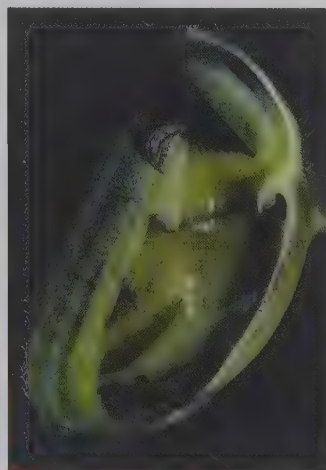
Urne de *Nepenthes madagascariensis*.

nommés «tentacules», de menus Insectes viennent se coller et sont digérés par des glandes couvrant la surface des feuilles. Celles-ci ont été autrefois utilisées comme attrape-mouches, mais la grande rareté de ces plantes rend peu souhaitable la poursuite de cette pratique.

D'autres pièges, totalement immobiles, les «ascidies», sont en forme d'urnes d'une extrême diversité, souvent de grande taille et brillamment colorées. Elles caractérisent des espèces tropicales (*Nepenthes*, *Heliamphora*), ou vivant dans les régions tempérées d'Australie (*Cephalotus*) ou d'Amérique du nord (Sarracénies). Ces dernières, originaires des marais de la côte atlantique des États-Unis et du Canada, ont été introduites avec succès dans quelques tourbières de Suisse et de France (Jura, Bas-Dauphiné).



« Fausse fenêtre » de *Darlingtonia californica*.



Piège de *Cephalotus* en coupe avec proies en cours de digestion.

Les Sarracénies ont des pièges particulièrement efficaces. L'odeur et la couleur rouge sombre des urnes, longues de plusieurs décimètres, attirent de nombreux Insectes qui recherchent également le nectar sécrété par des glandes garnissant l'orifice. La surface intérieure de l'utricule, couverte de cire, est absolument lisse : l'Insecte qui s'y engage glisse irrésistiblement vers le bas. S'il s'envole, il se heurte aux fenêtres translucides existant chez diverses espèces dans la partie supérieure de l'urne, et finit par s'épuiser.



Le mont Kinabalu, point culminant (4080 m) de l'île de Bornéo, est un paradis botanique recelant un nombre considérable d'endémiques. Outre des centaines d'Orchidées, les *Rafflesia* et les *Nepenthes* y sont spectaculaires. Découvert au Kinabalu, *Nepenthes lowii* a intrigué les botanistes par les particularités de ses ascidies : leur forme évasée est un piège médiocre, et leur couvercle dressé secrète du nectar. Le photographe naturaliste Charles Clarke⁶ a montré que de petits oiseaux, venus sucer le nectar, déposent dans l'urne leurs fientes, riche apport nutritif pour la plante qui ne se comporte donc plus comme carnivore, mais comme un végétal autotrophe «classique». S'ils ont chez nous leur cabaret (voir la photo p. 113), les oiseaux ont donc à Bornéo leurs lointaines toilettes !

 *Nepenthes lowii*.

Au-dessous de la surface glissante, une zone de poils rebroussés vers le bas, sorte de nasse, dirige l'Insecte vers le liquide (surtout formé d'eau) remplissant l'urne où il se noie puis se dissout. Ses substances nutritives sont peu à peu absorbées.

La plupart des plantes à urnes capturent des proies de la même façon. Ce ne sont pas seulement des Insectes, mais tout animal de petite dimension peut y disparaître : escargot, scolopendre et même des Vertébrés (lézard, grenouille, petits oiseaux, souris...). Dans une urne de *Nepenthes rajah* de Bornéo, on aurait trouvé un petit Mammifère, de la taille d'un lapereau en voie de digestion. Ici encore, la carnivorie de ces plantes a été discutée : les victimes ne se seraient-elles pas simplement noyées puis décomposées ? La sécrétion d'enzymes, qui semble déclenchée par la présence des proies, et l'absorption de substances organiques par l'urne ont cependant été démontrées. Comme dans l'estomac des Mammifères, le liquide sécrété par l'urne des *Nepenthes* est tellement acide qu'il interdit le développement de Bactéries susceptibles de décomposer les cadavres. Notons enfin que ce liquide contient une substance «mouillante» (à la façon des détergents), favorisant l'immersion de la proie.

Les *Genlisea*, plantes aquatiques tropicales, possèdent de véritables nasses. Ce sont des feuilles tubulaires, longues de 15 cm, garnies intérieurement de brosses de poils raides, orientés vers le fond, qui empêchent toute sortie aux animalcules (Protozoaires, minuscules Crustacés ou larves d'Insectes) pénétrant dans le piège. Ces proies sont digérées grâce à des glandes tapissant les parois du tube, dont la base dilatée (le «bulbe») constitue la surface d'absorption des substances digérées.

Pièges à mouvements lents, pièges à mâchoires et pompes aspirantes

Si les feuilles de quelques Pinguicules, nous l'avons vu, s'enroulent lentement sur leurs proies, celles des *Drosera* ont plus régulièrement des réactions analogues. Ces plantes



a. *Drosera rotundifolia*. **b.** Ses tentacles collants se courbent vers la proie, augmentant ainsi l'efficacité de la prise.



ont une très vaste répartition : plus ou moins rares dans les tourbières des régions froides d'Europe et d'Amérique, elles atteignent en Australie une extraordinaire diversité. En France, certaines de ces plantes étaient naguère relativement répandues aux environs même de Paris ; aujourd'hui, la plupart sont menacées dans leurs contrées d'origine par la destruction de leurs habitats et par des récoltes abusives pour la pharmacie. Il s'agit sans doute là de la survivance du principe médiéval « des signatures » (cf. chap. 11) : l'aspect gluant des feuilles, rouges quand la plante croît en pleine lumière, évoquerait celui du pharynx affecté par une forte angine ! Ces plantes sont d'ailleurs légalement protégées, même *Drosera rotundifolia* (à feuilles rondes), un peu moins rare. Leurs feuilles-pièges, de formes variées, sont hérissées de « tentacules » sécrétant à leur extrémité une gouttelette de liquide gluant, brillant au soleil. Le nom vernaculaire de « rosée du soleil » attribué à la plante, d'où dérive sans doute le nom français *Rosolis*, exprime l'aspect spectaculaire des peuplements de Droséras. De nombreux Insectes, attirés par ces minuscules perles scintillantes, s'y engluent : Mouches, Papillons comme les Lycènes et même les Piérides, bien plus grands que le piège. Sur les 8 km² d'une tourbière anglaise, les Droséras auraient capturé en quelques jours 6 millions de Piérides du chou !

Chez toutes les *Drosera*, au contact de la proie, les tentacules se rabattent peu à peu sur elle, par suite de la croissance plus forte de leur côté externe. Parfois même la feuille se replie lentement autour de l'Insecte, avant de reprendre sa forme initiale une fois la digestion achevée.

D'autres pièges maléfiques sont à l'œuvre. En quelques stations sableuses humides du sud-est des États-Unis croît l'une des plantes les plus étonnantes du règne végétal, la Dionée. Ses feuilles se terminent par deux lames hérissées de dents acérées. Pierre Jolivet les a comparées à un « piège à loup », car elles sont capables de se rabattre brusquement l'une sur l'autre (en 1/30^e de seconde) sur un Insecte attiré par le piège sécrèteur de nectar. Le contact de trois ou quatre cils raides et sensibles, dressés sur les deux lames, déclenche ce mouvement, à condition toutefois qu'ils aient été heurtés deux fois : un choc accidentel unique est sans effet, mais un Insecte qui se débat est immédiatement « mis en cage » par l'imbrication des dents du piège. La fermeture est d'abord incomplète, permettant aux



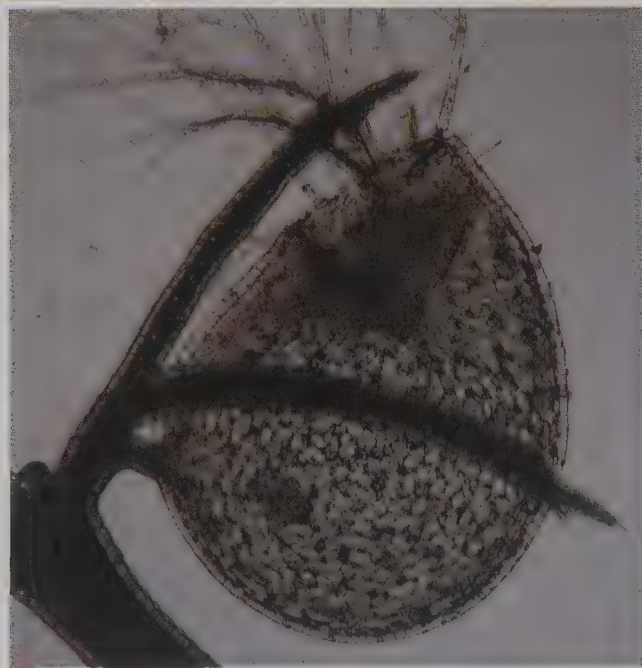
La Dionée attrape-mouches. Ses pièges à mâchoires sont une différenciation de l'extrémité des feuilles. Sur la surface rouge tapissée de glandes digestives des poils sensibles déclenchent la fermeture du piège au contact d'une proie.



Après digestion de la victime, la Dionée (*Dionea muscipula*) écarte de nouveau ses « mâchoires ».



 Un rameau d'Utriculaire.



 **Les minuscules outres de l'Utriculaire**, plante carnivore aquatique, sont des pièges actifs à succion. Au contact d'un animalcule, ils se gonflent rapidement (en 1/500^e de seconde), aspirant l'eau et la proie.

plus petits Insectes de s'échapper; en revanche, une proie de la taille d'une Mouche est de plus en plus enserrée entre les deux lobes, et peu à peu digérée. La Dionée semble ainsi capable de choisir ses proies! «Repu», le piège met une dizaine de jours à s'ouvrir, il pourra fonctionner trois ou quatre fois avant la mort de la feuille. Ce brusque mouvement résulte sans doute d'un apport rapide d'eau, provoquant le gonflement de cellules à l'extérieur de la charnière⁷.

Une petite plante aquatique dispersée dans l'Ancien Monde, l'Aldrovandie, très rare (elle pourrait encore exister chez nous dans les étangs landais), possède des pièges presque semblables, plus petits (centimétriques), disposés en cercles successifs le long de ses tiges flottantes. Des proies minuscules (petits

Crustacés, larves d'Insectes...) peuvent se laisser prendre malgré leur nage rapide, le piège se refermant en 1/50^e de seconde.

Beaucoup moins rares, également aquatiques, souvent menacées dans nos régions par la pollution des eaux, les Utriculaires présentent sur certaines feuilles de nombreuses vésicules (ou utricules = petites outres) translucides, aplaties et vides au repos, de moins de 5 mm. L'orifice de ces minuscules outres est entouré de prolongements saillants et de cils sensibles. Tout Crustacé microscopique, proie favorite de l'Utriculaire, heurtant ces cils, provoque brusquement (entre 1/50^e et 1/500^e de seconde) la dilatation de l'utricule et la pénétration de l'eau. La proie ne peut résister : elle est littéralement aspirée dans le piège, puis digérée. Pas moins de quatre enzymes ont été mis en évidence dans l'utricule pleine, capable d'absorber ensuite le produit de la digestion. Ensuite, la vésicule se vide en rejetant l'eau par des glandes spéciales ; le piège est alors apte à fonctionner de nouveau après moins d'une heure.

Si les Utriculaires des régions tempérées et froides vivent en pleine eau, d'autres espèces, tropicales, ont su conquérir le milieu terrestre ou même les troncs moussus des arbres.

Un défi à Darwin

L'origine des pièges des plantes carnivores constitue une énigme dont Charles Darwin, voilà plus d'un siècle et demi, s'était déjà préoccupé. Faute d'espèces fossiles, on en est encore aujourd'hui réduit aux hypothèses. Tout au plus peut-on constater que d'autres plantes sont capables de retenir les Insectes prisonniers, parfois de les tuer, et de présenter enfin des rudiments de carnivorie. Certaines fleurs (Dompte-venin...) ou inflorescences (Arum...) enferment en leur sein des Insectes pollinisateurs (cf. chap. 3). Mais ceux-ci sont généralement libérés ; d'ailleurs, les fleurs ne sont carnivores chez aucune plante. De nombreux Silènes (Caryophyllacées) de régions chaudes et sèches ont des tiges couvertes de poils gluants où se collent et meurent mouches et pucerons ; mais ces Insectes ne sont jamais digérés. Les poils capteurs du *Roridula* annoncent ceux des Droséras sans en avoir les fonctions digestives.

Enfin quelques plantes peuvent, à la façon des *Nepenthes* ou des Sarracénies, accumuler de l'eau entre leurs feuilles et constituer ainsi des pièges rudimentaires. Chez la Cardère sylvestre, plante commune chez nous, la base des feuilles soudées deux à deux recueille à



La Cardère sylvestre (*Dipsacus sylvestris*). À la base des feuilles soudées, l'accumulation d'eau de pluie lui vaut le nom de « cabaret des Oiseaux ». Divers Insectes s'y noient et les produits de leur décomposition semblent pouvoir être absorbés par la Cardère.



Roridula gorgonias, plante d'une famille endémique d'Afrique du sud. Elle n'est pas carnivore bien que couverte de poils visqueux, simulant les tentacules de Droséra, où les Insectes peuvent s'engluier.

chaque pluie de l'eau claire où vont boire des Passereaux : d'où son nom populaire de Cabaret des Oiseaux.

Des Insectes ne tardent pas à se noyer dans ces minuscules réservoirs, et les produits organiques issus de leur décomposition pourraient bien être absorbés par la Cardère. Dans les régions tropicales d'Amérique, l'eau des pluies se rassemble au centre des rosettes foliaires des Broméliacées. Dans ces réservoirs quasi-permanents vivent des larves de Moustiques ou d'autres Insectes ; certains petits Invertébrés s'y noient, apportant un complément de nourriture à quelques espèces de Broméliacées.

Ces quelques cas de plantes « insectivores d'occasion », ou de prédateurs ne consommant pas leurs victimes, peuvent aider à comprendre comment divers végétaux ont pu devenir carnivores. Il n'en reste pas moins que la transformation de leurs feuilles en pièges hautement spécialisés résulte certainement d'une très longue histoire dont le mystère reste aujourd'hui entier ; les étapes de cette évolution ont été à tout jamais effacées, faute de restes fossiles concernant ces plantes fragiles. Souhaitons que les végétaux carnivores actuels, très menacés par la destruction de leurs biotopes, ne s'effacent pas à leur tour. Il est nécessaire de préserver ces formes « géniales », appelant à tant de questions sur l'évolution du vivant.

Des plantes « attrape-mouches » mais qui ne les digèrent pas !

Les deux espèces de *Roridula*, genre endémique d'Afrique du Sud, se présentent comme de petits buissons dont les feuilles sont couvertes de poils collants, qui peuvent capturer de nombreux insectes. Encore une plante carnivore ? Ce n'est pas si simple. En effet, l'analyse de cette plante n'a pas pu révéler la moindre présence d'enzymes digestives. Comment expliquer donc cette propriété... inutile ? Elle ne l'est pas pour certaines Punaises carnivores qui profitent de l'aubaine en se nourrissant de ces Insectes piégés ! Des Punaises bien particulières qui se déplacent sans dommage parmi les poils collants, car pourvues de longues pattes... Chaque espèce de *Roridula* héberge une

espèce de Punaise (*Pameridea roridulae* est spécifique de *Roridula gorgonias* et *Pameridea dentata* de *Roridula marlothii* !)

La plante tire-t-elle un quelconque avantage de l'investissement d'énergie qu'elle met dans les sécrétions collantes ? Ayant fourni à des mouches une nourriture contenant de l'azote marqué, des scientifiques ont constaté que cet azote se retrouvait dans les tissus de la plante, en prenant un chemin détourné qui passe par les Punaises, ces dernières s'étant nourries des mouches et excréant de l'urée résultat de leur digestion !... et absorbée par les feuilles des *Roridula* !

6 L'union fait la force

Les Lichens : êtres autonomes ou êtres doubles ?

Les Lichens sont des organismes aux formes et aux couleurs si originales qu'ils ont longtemps été pris pour des végétaux autonomes. Au XIX^e siècle, on en faisait un embranchement de Thallophytes intermédiaire entre les Algues et les Champignons (cf. chap. 2), et d'éminents botanistes leur avaient consacré leur vie¹. En 1867, ce fut donc avec incrédulité et colère qu'ils accueillirent les travaux du botaniste suisse S. Schwendener démontrant que les Lichens n'existaient pas en tant qu'êtres originaux, mais qu'ils résultaient de l'étroite association entre un Champignon et un organisme chlorophyllien. Cette union fut qualifiée de *symbiose* par l'Allemand A. de Bary en 1879.

Dans cette union permanente, si stable que chaque Lichen peut être nommé selon la nomenclature linnéenne, l'organisme photosynthétique (Algue verte unicellulaire ou Cyanobactérie) fournit des composés organiques au Champignon, qui en retour assure l'approvisionnement en eau et en sels minéraux des deux associés, ainsi que la protection contre une dessiccation trop forte et une lumière trop intense, néfaste à la chlorophylle. On a montré expérimentalement que chaque associé peut vivre seul, à condition de placer l'Algue en milieu humide et de fournir au Champignon une nourriture organique.



Deux Lichens peuplant le tronc d'un Mélèze dans le Briançonnais. La forêt est plus dense à droite, ce qui favorise le Lichen gris *Pseudevernia furfuracea*, préférant une hygrométrie élevée; à gauche domine *Letharia vulpina*, au thalle jaune. Ce dernier, localisé surtout à l'étage subalpin, est l'un des deux Lichens toxiques de la flore française; il a été longtemps utilisé pour la destruction des renards.



Le sol rocheux sec des clairières de la pessière subarctique est revêtu de Lichens blancs (genre *Cladina*), nourriture des Caribous. (Poste-de-la-Baleine, nord-Québec.)



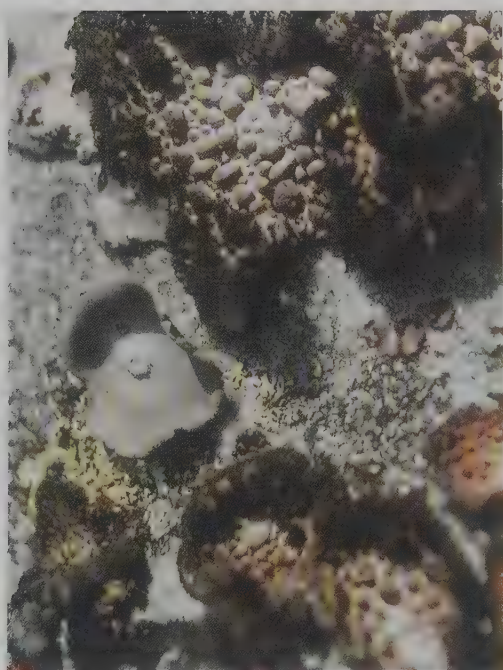
L'abondance des Lichens sur les rameaux des arbustes est le signe de l'absence de polluants atmosphériques.

Croissant sur les substrats les plus variés : rochers arides, toits, écorces et branches des arbres, les Lichens résistent en vie ralentie lors d'une longue sécheresse, mais leur pouvoir absorbant les rend capables de reprendre leur activité («reviviscence») à la moindre pluie, ou simplement quand l'atmosphère devient humide. Ainsi, l'Algue qui les

constitue reste vivante en milieu aérien et le Champignon peut se développer sur un substrat minéral où il puise l'eau et les ions. Cela ressemble beaucoup à la dualité entre racines et parties aériennes chez les plantes supérieures !

Colonisant les roches les plus compactes², beaucoup de Lichens y font pénétrer leur mycélium, et représentent alors le premier stade de la colonisation végétale du substrat : ils permettent dans un deuxième temps l'implantation de Mousses, qui peuvent être recouvertes (parfois même tuées) par d'autres Lichens... Ainsi se forme une première et mince couche de terre végétale, offrant une opportunité aux plantes à racines.

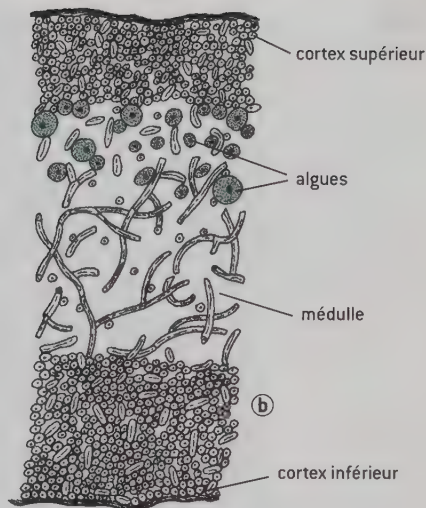
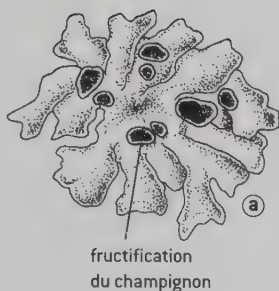
Les Lichens présentent une résistance exceptionnelle aux contraintes de toutes sortes (froid, sécheresse, forts éclaircissements, chaleur...), et sont, au moins pour certains d'entre eux, capables de vivre dans des milieux extrêmement pauvres en éléments nutritifs. Tous ces caractères laisseraient penser qu'ils pourraient être les premiers «végétaux» apparus sur les continents. On doit noter cependant que les fossiles les plus anciens



Le Lichen *Umbilicaria pustulata* est le premier colonisateur des grès de Fontainebleau, ici accompagné d'un *Dermatocarpon* (à gauche au centre).

comparables à nos Lichens actuels ne datent que de l'Éocène (il y a 45 millions d'années), alors que les plantes à fleurs avaient déjà depuis longtemps conquis les continents.

En raison de leur important pouvoir adsorbant, les grands Lichens (*Evernia...*) sont utilisés en parfumerie pour fixer les arômes les plus subtils. Cette capacité les rend, en revanche, très sensibles à la pollution atmosphérique, notamment aux composés soufrés, séquelle de la combustion des produits pétroliers et d'autres activités humaines. On peut suivre dans le temps, et dans l'espace par la cartographie, le recul puis la disparition, des Lichens, dans les villes et parfois à grande distance de celles-ci. Dans quelques cas heureux, leur réapparition est le gage de l'efficacité de la lutte pour la pureté de l'air.



Vue d'ensemble (a) et organisation d'un lichen (b) fréquemment rencontré sur les vieux murs (la Parmélie, *Parmelia compressa*). (Source : G. Ducreux, *Introduction à la botanique*, Belin, 2002.)

La symbiose, processus universel

Les Lichens ne sont pas les seuls organismes symbiotiques : une autre forme d'association entre plantes chlorophylliennes et Champignons, la symbiose mycorhizienne, est sans doute apparue dès la naissance même du règne végétal.

Voici près de 450 millions d'années, les *Rhynia* (cf. chap. 2) et les plantes voisines, premiers conquérants des milieux terrestres, vivaient sans doute dans des marécages, mais devaient supporter la sécheresse affectant leurs organes aériens. Comme pour tous les végétaux terrestres, l'alimentation en eau était une priorité. Or, l'étude de leurs fossiles, parfois admirablement conservés, démontre qu'ils ne possédaient pas de racines, mais que leurs rhizomes souterrains étaient déjà associés à des filaments de Champignons (notons qu'on ne peut alors parler de mycorhize, mais de mycorhizome). La



Belle et rare Orchidée, en lisière des bois sur calcaire, le Limodore (*Limodorum abortivum*), pauvre en chlorophylle, fait appel à un champignon symbiotique pour sa nutrition.



 La « tonsure » de la végétation au pied du Chêne signale la présence de Truffes... au moins de leur mycélium.

symbiose apparaît ainsi dès l'aube de la vie terrestre, et l'on est en droit de penser qu'elle fut décisive dans la conquête des continents par les êtres vivants.

Sans doute l'association mycorhizienne la plus connue est le couple Chêne-Truffe. Ainsi, les célèbres truffières naturelles du Quercy se présentent comme des peuplements clairs de Chênes rabougris sur un sol calcaire sec et rocailleux. Autour de chaque arbre, un espace dénudé (le « brûlé »), sorte de tonsure dans l'herbe, marque la

présence de « l'or noir », la Truffe noire (*Tuber melanosporum*). Ce précieux champignon souterrain est issu d'un mycélium étroitement associé aux racines du Chêne dit « truffier ». Cette appellation n'implique nullement qu'il s'agisse d'une espèce particulière : les arbres sont des Chênes « blancs » (ou pubescents) ; d'ailleurs, la même Truffe peut être associée à d'autres arbres.

Comparés aux individus de la même espèce, les Chênes associés à la Truffe ont un aspect rabouгри témoignant d'une croissance difficile : le Champignon ne serait-il



 Ces racines de Chêne pubescent, aux courtes ramifications dépourvues de poils absorbants, hébergent le mycélium de la Truffe : ce sont des mycorhizes.

« Les Truffes et les arbres truffiers

Il existe plusieurs espèces de Truffes dont la plus réputée est la Truffe noire d'hiver (*Tuber melanosporum*), assez répandue à l'état naturel sur les plateaux calcaires ou marneux du Quercy et du Périgord (qui lui a donné son nom commercial). Elle est cultivée depuis 1810 en Haute-Provence (truffières dites «indirectes» ou «artificielles»). Sont aussi fort prisées les Truffes blanches du Piémont ou de Bourgogne, la Truffe d'été...

Le plus souvent liée au Chêne pubescent, la Truffe noire peut vivre en association avec d'autres Chênes, le Châtaignier, le

Charme, le Coudrier et même plusieurs espèces de Pins... Les «brûlés» du tapis herbacé des truffières résultent de sécrétions du mycélium de la Truffe, toxiques pour la plupart des autres végétaux. Par ailleurs, le Champignon consomme, pour lui-même et pour son arbre nourricier, la plus grande partie de l'eau disponible dont il prive les autres plantes. Il semble aussi que la Truffe ne tolère pas la plupart des autres Champignons: le redoutable agent du Chancre du Châtaignier (*Endothia parasitica*) est ainsi arrêté (un exemple d'antagonisme).

pas un parasite de l'arbre? Dans ce cas, la réponse est positive: le Chêne peut vivre (et même vit mieux) sans la Truffe; celle-ci a un besoin absolu de l'arbre nourricier.

Les amateurs de Champignons (mycophages), comme les scientifiques qui les étudient (mycologues), savent bien que, outre la truffe, de nombreuses espèces forestières sont constamment associées à certains arbres: ainsi, plusieurs Bolets sous les Mélèzes, le Lactaire délicieux sous divers résineux, la Russule charbonnière uniquement sous des arbres à feuillage caduc...

Les terminaisons des racines de ces arbres (radicelles), comme celles de la plupart des essences forestières, ont un aspect très particulier: leurs fines ramifications, au lieu d'être munies du manchon de poils absorbants habituel sur les radicelles des autres plantes, apparaissent déformées, prenant l'aspect de grappes, de branches de corail, ou de courtes ramifications claires. Leur examen au microscope montre qu'elles sont entourées d'un épais feutrage de mycélium, qui envoie des filaments à la fois dans le sol et au sein même de la racine. Cette union étroite, entre un Champignon (*myco*) et une racine (*rhize*), qualifiée de *mycorhize*, existe chez la quasi-totalité des arbres forestiers qui, à la différence des Chênes truffiers, ne semblent pas en souffrir. Bien au contraire, la comparaison entre des arbres «mycorhizés» et des sujets cultivés en pépinière en l'absence de tout Champignon est généralement à l'avantage des premiers.

Les Champignons des mycorhizes produisent leurs carpophores à plusieurs mètres de l'arbre auquel ils sont unis: ils forment donc un réseau souterrain largement étendu. Or, l'examen d'un chablis d'arbre forestier déraciné par une bourrasque montre parfois, chez le Hêtre par exemple, l'énorme disproportion entre l'étendue de l'appareil aérien et le volume de son chevelu racinaire: comment un tel géant peut-il s'alimenter en eau et en minéraux dans le sol? Les mycorhizes répondent au problème.

« Les poils absorbants indispensables: des exceptions à cette règle ?

Les mycorhizes permettent aux plantes d'augmenter considérablement leur surface d'absorption; corrélativement, les racines ne possèdent plus de poils absorbants. Dans la nature, ces derniers sont donc rares; on peut les observer sur les très jeunes plantes issues de germination et dans

certaines familles d'Angiospermes sans mycorhizes (Brassicacées, Caryophyllacées...). Par ailleurs, on les trouve à l'extrémité de racines longues, dont les ramifications latérales sont seules mycorhizées.



Le faible enracinement des Hêtres, révélés par un chablis, est compensé par l'association de leurs racines avec des filaments fongiques qui améliorent l'efficacité de l'absorption hydrominérale [forêt de Hez, Oise].

L'utilisation de substances marquées (isotopes radioactifs...) montre que le mycélium des Champignons mycorhiziens est capable de drainer à grande distance, à partir d'un volume considérable de sol, l'eau et les ions minéraux (nitrates, phosphates, potassium...) et de les transporter sélectivement jusqu'aux racines des arbres. Ce processus est particulièrement favorable à leur nutrition en phosphore : cet élément est souvent un facteur limitant de la croissance végétale car très peu mobile dans le sol. Aucune mycorhize n'est connue en milieu aquatique, et ce n'est sûrement pas un hasard si le phosphore est l'élément chimique le plus important, comme facteur limitant, pour les végétaux aquatiques.

Les mycorhizes se comportent ainsi comme des « rabatteurs » au profit de l'arbre ou des « intermédiaires » précieux entre le sol et la plante, particulièrement efficaces dans les milieux secs.

En revanche, l'arbre, végétal chlorophyllien, restitue à son associé hétérotrophe les substances organiques, notamment les sucres, que celui-ci est incapable de synthétiser. Très souvent, la production de ses carpophores nécessite l'association du Champignon avec l'arbre. De plus, la résistance de celui-ci aux espèces pathogènes ou attaquant le bois semble être augmentée, en raison des antagonismes existant entre diverses espèces fongiques. Fort heureusement, les Champignons mycorhiziens sont incapables de détruire les cellules des racines de leur hôte.

Tributaires de celui-ci, s'ils exercent sur lui un « parasitisme doux », l'arbre en tire un grand profit. L'alliance mycorhizienne, à bénéfices réciproques, est donc bien une *symbiose*, terme auquel, depuis A. de Bary les botanistes ont donné un sens restreint (un



 **La Corallorhize**, discrète et rare Orchidée sans chlorophylle des sapinières montagnardes.



 **Un podzol**, sol très acide caractéristique des terrains sableux pauvres, montre ses horizons aux couleurs bien tranchées.

parasite et sa victime vivent aussi en commun...). D'un point de vue pratique, on conçoit l'importance de la symbiose en sylviculture.

Partout des mycorhizes

Chez la plupart des arbres forestiers, les filaments mycéliens des mycorhizes enveloppent la racine et n'y pénètrent que dans sa périphérie en s'immisçant entre les cellules : c'est une « ectomycorhize ». Plus de 5 000 espèces de Champignons vivent de cette manière, parmi lesquels de nombreux comestibles (Bolets, Agarics, Amanites...). Mais

 **Des Fougères** hébergent aussi des Champignons dans leurs racines, tel ce curieux *Botrychium lunaria* des pelouses et landes rases subalpines. La germination de ses spores et la croissance de son prothalle dépendent de cette même association.



Une alliance redoutable...

Une Graminée banale, *Festuca arundinacea*, s'est brusquement transformée en peste végétale agressive... Scénario d'un film catastrophe ? Non, mais résultat de la sélection par les Américains d'une race performante de cette Graminée.

Enquête faite, celle-ci héberge entre ses cellules un Champignon microscopique qui lui fournit des hormones particulièrement efficaces, en en faisant un concurrent redoutable pour les Graminées cultivées.

ce type d'interaction ne concerne finalement que 3 à 5 % des plantes à graines (Angiospermes et Gymnospermes).

En effet, on sait maintenant que près de 90 % des plantes à fleurs sont mycorhizées. En ont bénéficié notamment celles qui vivent dans des milieux difficiles, comme les tourbières, ou les sols extrêmement pauvres et acides que sont les podzols.

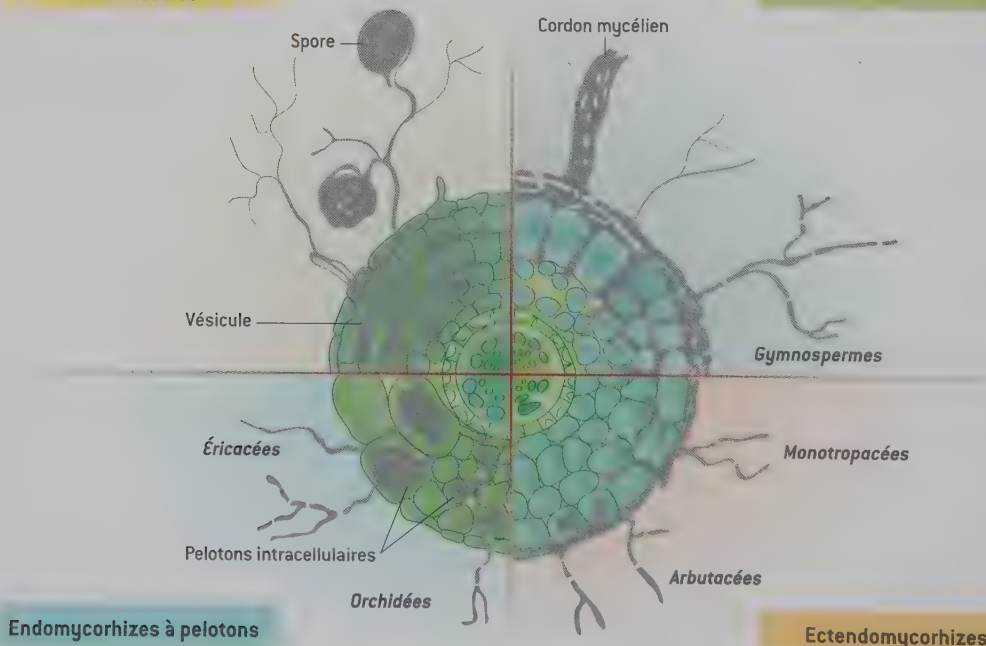
Les Droséras, plantes carnivores, les Éricacées (Bruyères et plantes voisines) en sont des exemples. La symbiose dominante est alors une « endomycorhize » dans laquelle les filaments mycéliens (du groupe des « Glomales ») pénètrent dans les cellules périphériques de la racine dont ils repoussent les parois ; ils forment, selon les cas, des ramifications en « arbuscules » ou des amas en pelotons. Des associations semblables existent aussi chez des Ptéridophytes (prothalles souterrains de Lycopodes et de certaines Fougères comme les « langues de serpent » ou Ophioglosses) et même chez des Bryophytes (Mousses, Hépatiques).

Seules quelques familles d'Angiospermes sont exemptes de mycorhizes ou en comportent peu : exemples, les Brassicacées ou les Caryophyllacées (cf. chapitre 10).

Endomycorhizes à vésicules et arbuscules

Angiospermes

Ectomycorhizes



Différents types de mycorhizes.



Un partenaire d'une association à trois : ce Monotrope est en relation avec les racines du Pin par l'intermédiaire d'un Champignon symbiotique.



Bonne pioche en Australie : un heureux trait de charue a permis la découverte de cette étrange Orchidée souterraine : *Rhizanthella gardneri*.

D'heureux ménages à trois...

Mais, à côté de ces idylles à deux partenaires, il existe aussi des ménages à trois, pratiquant naturellement des échanges complexes ! Sous les pinèdes ou les hêtraies de nos régions, on voit parfois sortir du sol les crosses blanc-ivoire du Monotrope, plante à fleurs sans chlorophylle qualifiée de « Suce-pin », car il fut soupçonné d'en être le parasite, à la façon d'une Orobanche (cf. chapitre 5) : pourtant, il n'est pas fixé sur les racines du Pin (ou du Hêtre, selon l'espèce considérée). Les études de Bjorkmann ont montré que le Monotrope et l'arbre sont associés à un même Champignon mycorhizien (proche des Bolets). Celui-ci cède à la plante non chlorophyllienne les substances organiques prises au végétal autotrophe.

Bernard Boullard a résumé cette histoire de façon pittoresque : « *il y a un volé (l'arbre), un voleur (le Champignon) et un receleur (le Monotrope)* ». N'oublions pas cependant que le premier et le dernier reçoivent l'eau et les ions minéraux du « voleur ».

De nombreux cas analogues existent dans le monde. Particulièrement remarquables sont, en Australie, les *Rhizanthella*, Orchidées entièrement souterraines (y compris leurs fleurs), qui prélèvent leur alimentation, par l'intermédiaire de leur Champignon symbiotique, sur des buissons d'une Myrtacée *Melaleuca uncinata*.

L'étonnante famille des Orchidées

L'immense famille des Orchidées (30 000 espèces !) pose depuis longtemps aux botanistes et aux biologistes de passionnantes énigmes (nous venons d'en citer un exemple). Cette famille est caractérisée, non seulement par ses fleurs remarquablement complexes et souvent somptueuses (cf. chap. 3), mais aussi par ses graines minuscules (souvent moins de 10 µg) : leur embryon, rudimentaire, réduit à un simple amas cellulaire, ne dispose d'aucune réserve. Leur germination a longtemps été considérée comme impossible par les orchidéistes. Jusqu'au début du XX^e siècle ceux-ci faisaient appel à des « chasseurs d'Orchidées », véritables ravageurs, qui parcouraient les forêts tropicales et collectaient en masse les plantes fleuries, allant jusqu'à détruire celles qui subsistaient pour éviter des récoltes ultérieures de la part de concurrents. Après des mois de voyage



«En forêt de Fontainebleau, en mai 1899, Noël Bernard découvrit un pied de Néottie dont la hampe n'était pas parvenue à s'élever au-dessus de la litière et, recourbée, n'avait donc jamais vu le jour. Et pourtant, la plante avait fleuri et engendré des graines qui avaient germé sur place dans cet habitat fortuitement hypogé. De cette trouvaille exceptionnelle, le génie de Noël Bernard allait faire le point de départ d'observations et d'expériences (relatives à la symbiose fongique) d'un prodigieux intérêt.» (B. Boullard, *Guerre et paix dans le règne végétal*, Ellipses, 1990.)

Notons que, comme dans bien d'autres cas (Darwin, Pasteur, Flemming...), seul un esprit préparé par une réflexion scientifique pouvait exploiter cette observation de hasard pour en faire le départ d'une découverte majeure...

La Néottie (*Neottia nidus-avis*), Orchidée sans chlorophylle, en partenariat avec un Champignon de la famille des Sébacinacées et un arbre de nos forêts feuillues.

entraînant de lourdes pertes, les Orchidées survivantes parvenaient aux serres d'Europe ou d'Amérique du Nord, où leurs prix atteignaient des sommets incroyables.

Pourtant, on observe dans la nature de jeunes plants d'Orchidées manifestement issus de germination. En 1899, Noël Bernard en découvrit le secret: l'intervention nécessaire d'un Champignon souterrain, dont le mycélium pénètre dans la graine et déclenche le développement de l'embryon. La multiplication des Orchidées par semis devenait possible.

Le mycélium persiste souvent chez l'Orchidée adulte, sous forme de mycorhizes ou même en envahissant une partie de la plante. La plupart des Orchidées sont tributaires de cette symbiose, dont le Champignon a reçu, parmi plusieurs dénominations, celle de *Rhizoctonia*, nom provisoire car on sait maintenant que le mycélium en cause appartient à diverses espèces forestières connues³.

Encore ici, il s'agit d'endomycorhizes: les filaments fongiques pénètrent au sein des cellules périphériques des racines de l'hôte, ils s'y ramifient en formant des pelotons et sont littéralement digérés par ses cellules plus profondes. Ainsi, contrairement aux cas précédents, l'Orchidée ne se contente pas de recevoir l'eau et les ions nutritifs apportés par le *Rhizoctonia*, elle se nourrit de celui-ci. En revanche, le Champignon bénéficie de la photosynthèse de son hôte... sauf si l'Orchidée elle-même en est incapable. Or, dans la flore européenne, quatre espèces de cette famille⁴ sont dépourvues de chlorophylle: elles réalisent, comme le Monotrope (voir la photo p. 123), une association à trois partenaires, l'Orchidée bénéficiant donc indirectement de la photosynthèse des arbres voisins.

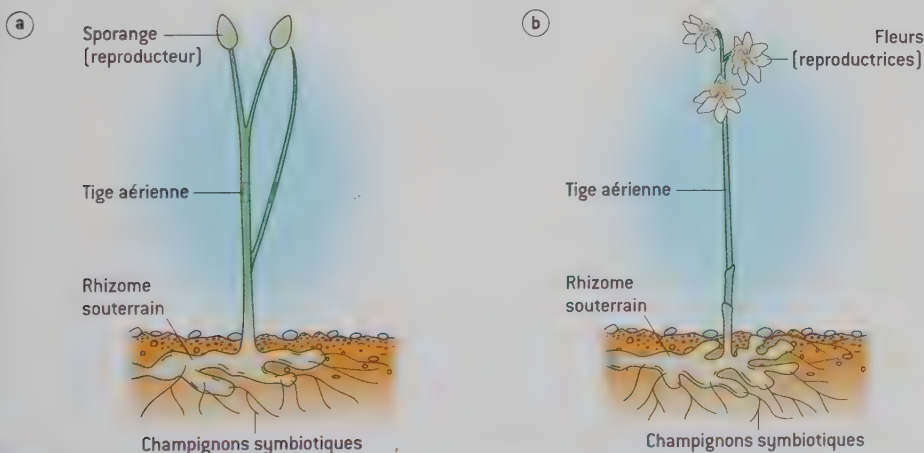
En Asie du Sud-Est et en Indonésie les *Galeola*, Orchidées dépourvues de chlorophylle, en forme de lianes, certaines longues de plusieurs dizaines de mètres, munies de racines aériennes étroitement appliquées aux troncs des arbres des forêts équatoriales, sont nourries par leur symbiote qui pénètre dans le bois et le fait pourrir. Ce Champignon (un Armillaire ou un *Fomes*...) sont dans toutes les forêts du monde de redoutables destructeurs des souches et bois tombés au sol, et pourtant respectent les fragiles tissus des Orchidées...

Corallorhiza et *Epipogium*, deux espèces non vertes de nos forêts de montagne, n'ont même plus de racines et sont donc entièrement nourries par leur symbiote. Paradoxalement, l'organisation et le mode de vie de ces plantes hautement spécialisées rappelle celle des formes les plus primitives de la flore terrestre (schéma ci-dessous). N'est-ce pas là un exemple du caractère « cyclique » de l'évolution ?

Parmi ces Orchidées non vertes, l'imposant Limodore, aux feuilles réduites à des gaines et qui orne de ses fleurs violacées la lisière des chênaies pubescentes, possède cependant un peu de chlorophylle. Sa photosynthèse est tout à fait insuffisante pour assurer ses besoins ; à la lumière, il rejette du CO_2 : ses échanges respiratoires sont donc supérieurs à ceux de la photosynthèse. Son alimentation est assurée principalement par un Champignon endomycorhizien ; celui-ci, appartenant à la famille des Russules, était considéré encore récemment comme exploitant la matière organique du sol, mais il s'est révélé être associé par des ectomycorhizes aux arbres voisins, notamment au Chêne pubescent. L'Orchidée bénéficie donc des substances carbonées fabriquées par l'arbre : on retrouve ici le système « Monotrope ».



L'Orchidée *Epipogium aphyllum*.



Convergences de forme, d'organisation et de biologie entre deux plantes très éloignées dans le temps et aux deux extrémités de l'échelle de l'évolution toutes deux associées à des Champignons symbiotiques assurant leur alimentation minérale : *Rhynia* [Dévonien, **a**] et *Epipogium* [actuel, **b**], Orchidée des forêts de montagne, .

Imiter la symbiose pour s'en passer

Les découvertes de Noël Bernard sur la symbiose des Orchidées (cf. p. 124) ont eu un effet décisif sur la culture horticole de ces Angiospermes et sur leur protection : il n'était alors plus nécessaire de les arracher en masse dans leurs milieux naturels. De l'utilisation des *Rhizoctonia* pour les germinations, technique assez délicate, on est passé à la culture asymbiotique, maintenant habituelle. Celle-ci utilise des milieux de culture fondés sur la connaissance des substances apportées à l'Orchidée par le Champignon. Notons enfin que l'on obtient actuelle-

ment, en application des travaux de Georges Morel, un nombre considérable d'individus d'une même espèce d'Orchidée par la culture de cellules embryonnaires prélevées et multipliées à partir des points végétatifs (méristèmes) d'une plante-mère choisie pour la beauté de ses fleurs. Ce procédé (clonage) permet de multiplier en nombre les plantes particulièrement remarquables, résultant de longues années de sélection et/ou d'hybridation. Les horticulteurs spécialisés (les orchidéistes) ont réalisé à cet égard des merveilles (cf. chap. 11).



Chez des Orchidées [ici, une Céphalanthère], la perte de la fonction chlorophyllienne peut n'affecter que certains individus.

Plus curieuses encore, sont les observations au sein d'une population d'Orchidées chlorophylliennes de quelques individus « albinos », capables de fleurir et de produire des graines en exploitant de façon indirecte l'arbre voisin. Cette floraison peut même s'accomplir sous terre. Ce phénomène, connu chez divers Épipactis et Céphalanthères permet d'imaginer le mode d'apparition des espèces sans chlorophylle (cf. chap. 5).

Joseph Magrou⁵ a émis l'idée que la formation d'organes souterrains massifs, comme les tubercules, était due à l'action de Champignons symbiotiques. Ses continuateurs (H. Burgeff, B. Boullard, M.-A. Selosse...) ont fait connaître bien d'autres aspects de la symbiose mycorhizienne.

Des symbioses avec des Bactéries ou même un organisme animal

Outre les innombrables plantes bénéficiant de diverses formes de symbioses, il existe de multiples associations entre des organismes qui ne sont pas forcément des Champignons et des végétaux. Depuis J.-B. Boussingault (1838), on sait que les nodosités racinaires des Légumineuses contiennent des Bactéries capables de fixer l'azote atmosphérique (d'où le rôle essentiel en agriculture des Légumineuses, parfois utilisées comme « engrais vert »). Il en est de même pour divers arbres comme les Aulnes, associés à des Actinomycètes.

Au-delà du bénéfice réciproque entre partenaires, la symbiose implique leur coexistence durable. Les interactions fleurs-Insectes pollinisateurs, évoquées par ailleurs (cf. chap. 3), ne sont donc pas de vraies symbioses, les Insectes en question passant une grande partie de leur vie loin des fleurs, il s'agit de « mutualisme ». Cependant, les relations étroites que certaines plantes entretiennent avec des Fourmis (végétaux myrmécophiles) notamment dans les régions tropicales, confinent à la symbiose.

Autre exemple remarquable : sur les plages bretonnes, à marée basse, là où s'écoule de l'eau douce, des taches vertes sont visibles. L'examen attentif permet de découvrir de



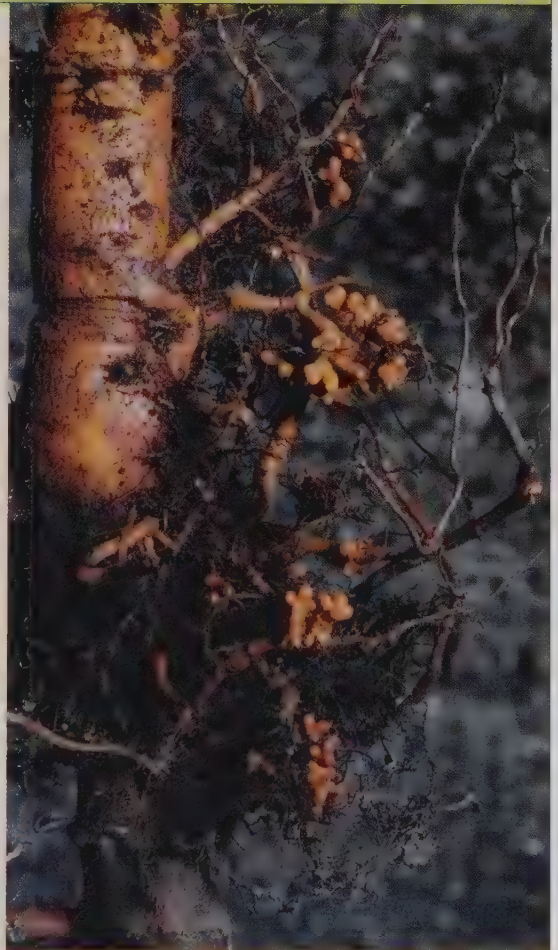
Les Azolla, Fougères aquatiques flottantes, hébergent des Cyanobactéries fixatrices d'azote.

L'union fait la force : la fixation de l'azote moléculaire

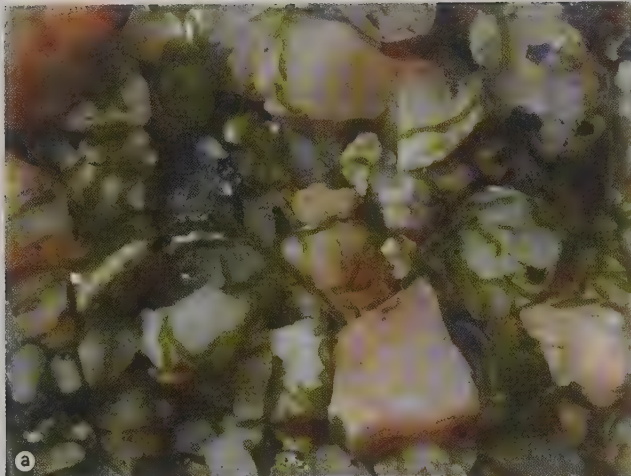
L'azote (N_2) est le gaz le plus abondant de l'atmosphère (79%), et cet élément chimique est un constituant fondamental des êtres vivants puisqu'il entre dans la composition des protéines. Cependant, les plantes et plus généralement tous les végétaux eucaryotes sont incapables de l'utiliser directement à l'état gazeux dans leurs synthèses protéiques. Ils l'absorbent sous forme de nitrates, NO_3^- ou d'ammonium NH_4^+ , à partir de la solution du sol. Seuls certains Procaryotes (cf. chap. 1) – des Bactéries vivant dans le sol et dans les eaux, des Actinomycètes (Procaryotes ayant des convergences avec les Champignons), enfin des Cyanobactéries chlorophylliennes, sont capables d'utiliser l'azote moléculaire dissous dans l'eau et de ce fait ont une importance considérable dans la biosphère. Ces êtres vivants sont les seuls à posséder une enzyme, la **nitrogénase**, capable de réduire l'azote en ammonium, qui est ensuite intégré dans des molécules organiques pour former les acides aminés constituants des protéines.

Des plantes supérieures se sont associées à de tels Procaryotes, ce qui leur permet de vivre dans des conditions où le sol est dépourvu de réserves en ions azotés. Il s'agit d'une symbiose entre deux protagonistes : la plante fournit des molécules carbonées au Procaryote, en particulier des sucres ; ce dernier fournit à la plante des acides aminés qu'il a fabriqués en utilisant l'azote moléculaire.

Les Légumineuses ont développé une symbiose de ce type dans des renflements racinaires appelés « nodosités » ou « nodules », dans lesquels sont hébergées des Bactéries du genre *Rhizobium* capables de capter l'azote atmosphérique du sol et d'en faire des acides aminés qui formeront des protéines. Elles enrichissent le substrat en azote, ce qui améliore la fertilité des sols. Des pratiques culturales utilisent ces capacités : engrais verts, cultures associées. D'autres symbioses existent en dehors des Légumineuses : les Aulnes, par exemple (photo ci-contre).



Qui penserait que ces renflements (nodosités) sur les racines d'Aulne hébergent des Actinomycètes fixateur d'azote, appartenant au genre *Frankia* ?



Convoluta roscoffensis, un ver plat... chlorophyllien !
Fréquent sur les plages, au niveau des arrivées d'eau douce. Il est ici observé à l'œil nu [a] et au microscope [b].

nombreux petits Vers du groupe des Planaires qui glissent sur le sable grossier : il s'agit de *Convoluta roscoffensis*.

Pourquoi cet animal est-il vert ? Le microscope révèle la présence de cellules chlorophylliennes au sein de ses tissus. Ce sont des Algues unicellulaires vivant en symbiose avec le *Convoluta*, et lui faisant profiter de leur pouvoir d'autotrophie. Une association analogue concerne une Hydre d'eau douce, *Chlorohydra viridissima*, ainsi que nombre d'animaux marins, dont les Madrépores. Ainsi, des organismes animaux, avec tout leur système fonctionnel ont inclus des Algues unicellulaires chlorophylliennes, avec leur noyau et tous leurs organites végétaux.

Comparant une cellule animale incluant des chlorelles avec une cellule végétale et ses chloroplastes, Schimper a imaginé, dès 1883, que les chloroplastes pouvaient être des Procaryotes autrefois libres, puis englobés dans les cellules. D'autres scientifiques (notamment P. Portier, 1918) ont repris cette idée, d'abord sans succès. Cependant, peu à peu, le progrès des connaissances et des techniques a fait apparaître de nouveaux arguments et l'idée a fait son chemin. À la suite des travaux de Margulis (1970), cette théorie, dite de l'endosymbiose⁶ s'est trouvée confortée par de

nombreuses études scientifiques qui tendent à prouver que les chloroplastes ont pour origine l'endosymbiose d'une Cyanobactérie.

Les symbioses impliquant animaux et « Algues »

Plusieurs groupes d'« Algues » sont concernés :

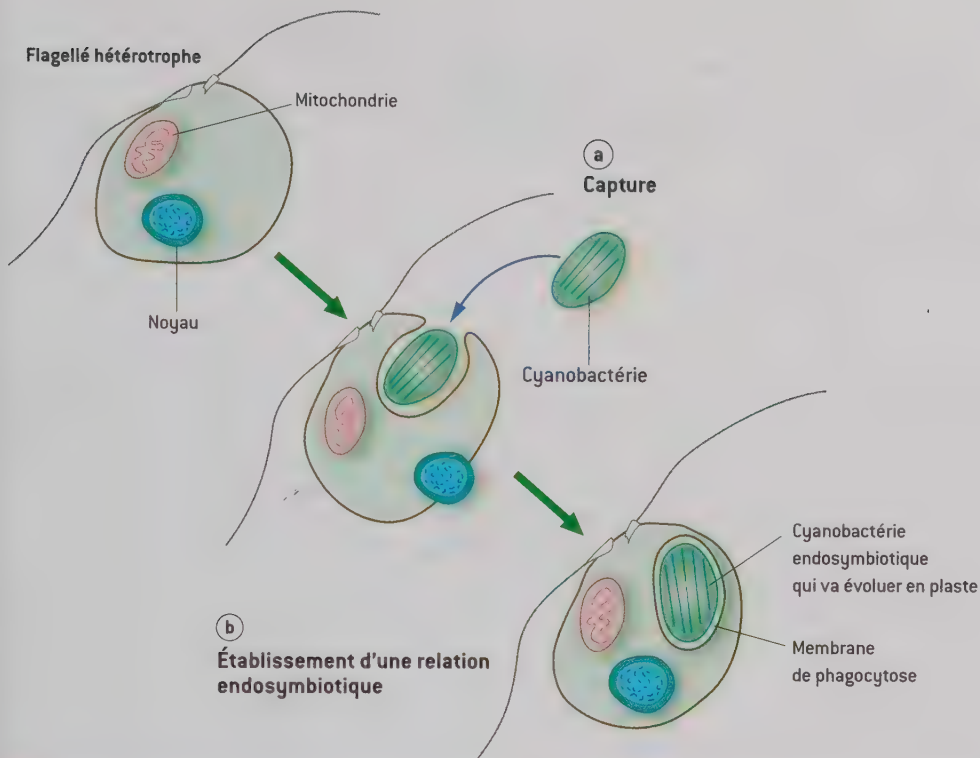
– Les **Xanthelles**, Algues unicellulaires du groupe des Dinoflagellés sont associées avec les Madréporaires constituant les récifs coralliens. Des espèces voisines vivent en symbiose avec les Anémones de mer de nos côtes : *Actinia equina*, *Anemonia sulcata*.

– Les **Chlorelles** désignent des Algues vertes du groupe des Chlorophytes. *Convoluta roscoffensis* (ci-dessus) est une Planaire alliée à une Algue Prasinophyte du genre *Tetrasel-*

mis. D'autres Chlorelles vivent en symbiose avec des Hydres d'eau douce ou certains Protozoaires.

– Les **Cyanelles** sont des Cyanobactéries (Procaryotes) incluses dans les cellules de certaines Éponges (Spongiaires), ou de Protozoaires, comme le Stentor bleu.

On est donc amené à envisager que ces symbioses aient pu se réaliser à plusieurs reprises au cours de l'évolution du monde vivant.



Origine endosymbiotique des plastes. Un flagellé hétérotrophe ancestral, hypothétique, capable de phagocytose, capture une Cyanobactérie, ancêtre hypothétique des plastes **(a)** et, au lieu de la digérer, établit une relation d'endosymbiose avec elle **(b)**. La Cyanobactérie est alors enfermée dans une vacuole de phagocytose. [Source : B. de Reviers, *Biologie et phylogénie des algues*, Belin, 2002.]

Ainsi, les chloroplastes sont capables de se diviser, et ils le font à la manière des Bactéries; ils sont porteurs d'une information génétique sous forme d'un chromosome circulaire de type bactérien. Le chloroplaste représente donc au sens strict l'entité autotrophe de la cellule végétale. La double membrane qui le limite⁷ trouve une explication séduisante: la membrane interne serait celle d'une Cyanobactérie symbiotique, et la membrane externe correspondrait à l'enveloppe de la vacuole qui l'héberge (voir figure ci-dessus). L'étude des Algues apporte d'autres exemples étonnants. Ainsi, les Algues brunes ont des plastes à 4 membranes. On interprète cette situation comme le résultat de l'endosymbiose d'une Algue eucaryote réduite à son chloroplaste. Des plastes à 3 membranes existent chez les Euglènes.

Plusieurs associations symbiotiques de ce type semblent donc avoir eu lieu au cours de l'évolution du vivant; elles sont l'objet de passionnantes recherches. Il semble dès maintenant que l'on puisse affirmer que les végétaux sont des organismes composites, analogues aux chimères mais bien réels, résultats merveilleux d'emboîtement plus complexes encore que les célèbres poupées russes...

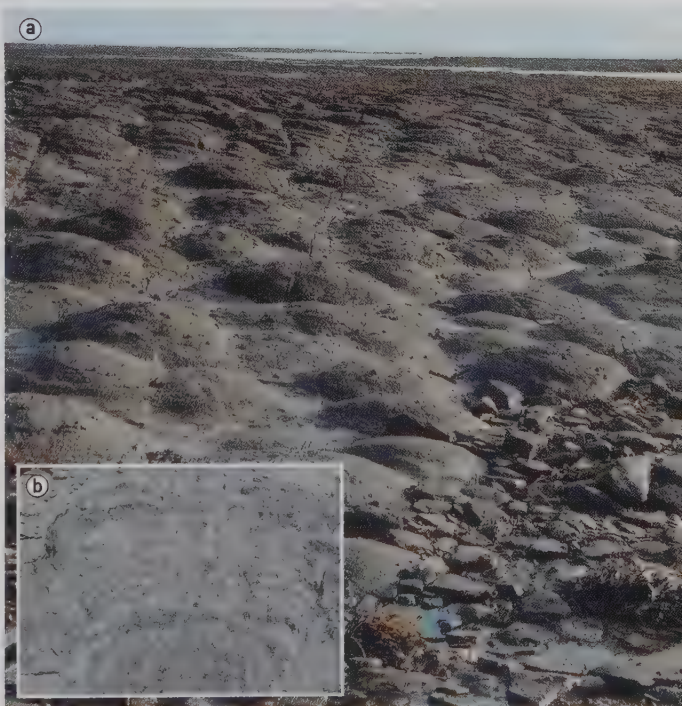
7

La persévérance évolutive

Voilà 3,5 milliards d'années existaient déjà des êtres vivants pourvus de chlorophylle. Il s'agissait de Cyanobactéries (Procaryotes), autrefois nommées Algues bleues, qui nous ont laissé les premières traces de vie, en Afrique du Sud, au Canada..., sous la forme de «stromatolites», constructions calcaires formées de fines couches concentriques. Ces organismes constructeurs sont toujours actifs; on peut les voir actuellement sur certains rivages des Bahamas et de l'Australie occidentale. Organismes chlorophylliens, ils assurent leur photosynthèse à partir du dioxyde de carbone dissous dans l'eau de mer. Il en résulte la précipitation de calcaire; celui-ci entoure leurs filaments cellulaires, dont les parties âgées meurent alors que leurs jeunes extrémités poursuivent leur croissance.



cc Dans la Shark Bay, en Australie occidentale, la construction des stromatolites par des Cyanobactéries, premiers êtres vivants chlorophylliens sur Terre, se réalise sous nos yeux.



cc a. Stromatolites cambriens [– 550 millions d'années] affleurant sur le littoral de St-Jean-de-la-Rivière (Manche). b. coupe dans un stromatolite oligocène révélant sa structure lamellaire (Limagne).

0 Ma		
50 Ma		
65 Ma		
	CÉNOZOÏQUE	
	CRÉTACÉ	
135 Ma		Premières Angiospermes
	JURASSIQUE	
		Ébauche de la fleur (Bennettitales)
200 Ma		
	TRIAS	La graine (Gymnospermes)
250 Ma		
	PERMIEN	
295 Ma		
	CARBONIFÈRE	L'ovule (la forêt houillère: feuilles, racines)
355 Ma		
	DÉVONIEN	
410 Ma		Ptéridophytes (<i>Rhynia</i>): tige, tissus conducteurs, stomates...
	SILURIEN	
435 Ma		Premières plantes terrestres
	ORDOVICIEN	
500 Ma		Végétaux eucaryotes (Algues?)
	CAMBRIEN	
540 Ma		
	PROTÉROZOÏQUE	
2500 Ma ?		Cyanobactéries (stromatolites)
	ARCHÉEN	

La succession des « inventions » végétales.

Ces premiers Procaryotes chlorophylliens fonctionnaient sous une atmosphère pratiquement dépourvue d'oxygène (cf. chap. 4). Ils ont contribué à l'accumulation progressive, mais lente, de ce gaz dans l'atmosphère; il y a un milliard d'années, sa concentration était seulement de l'ordre de 2%. Corrélativement, ils ont fait diminuer la teneur de l'air en dioxyde de carbone. Mais ces Cyanobactéries résultaient déjà d'une longue évolution préalable dont le récit est hors de notre propos.

À l'assaut des continents : les Lichens en première ligne ?

Une étape importante de l'évolution fut, voilà 1,4 milliard d'années, l'apparition des cellules eucaryotes, celles qui constituent les animaux et les végétaux actuels. Ces cellules sont pourvues d'un noyau, et sont aussi des géantes par rapport à celles des Procaryotes; elles présentent enfin, par rapport à celles-ci, une bien plus grande complexité.

Le passage de l'état de Procaryote à celui d'Eucaryote est envisagé classiquement selon la théorie dite « endosymbiotique » (voir p. 129). Des cellules isolées de Procaryotes auraient été incluses dans d'autres cellules non chlorophylliennes, et à partir de là se serait établie une symbiose (cf. chap. 10) entre ces protagonistes. Les plastes chlorophylliens des végétaux actuels seraient ainsi les lointains descendants d'anciennes Cyanobactéries vivant librement. Quant aux mitochondries, responsables de la respiration cellulaire chez les animaux comme chez les végétaux, elles seraient issues d'autres Procaryotes non chlorophylliens, proches des Bactéries actuelles, et autrefois libres. Cette conception se fonde, entre autres, sur la présence dans les chloroplastes et les mitochondries de chromosomes de type procaryotique¹.

Les premiers végétaux eucaryotes ont dû apparaître dans le milieu marin, qui leur offrait protection contre de multiples agressions, notamment celles du rayonnement ultraviolet solaire.

De 1,4 milliard à 450 millions d'années, la vie n'existe que dans le milieu aquatique. Les premiers végétaux terrestres ayant laissé des traces fossiles datent du Silurien (– 435 millions d'années). Des formes aquatiques de Champignons, les Chitinomycètes, ont sans doute précédé de longue date les *Rhynia*, plantes conquérantes des milieux terrestres, comme l'attestent des fossiles datant au moins de 500 millions d'années. Il

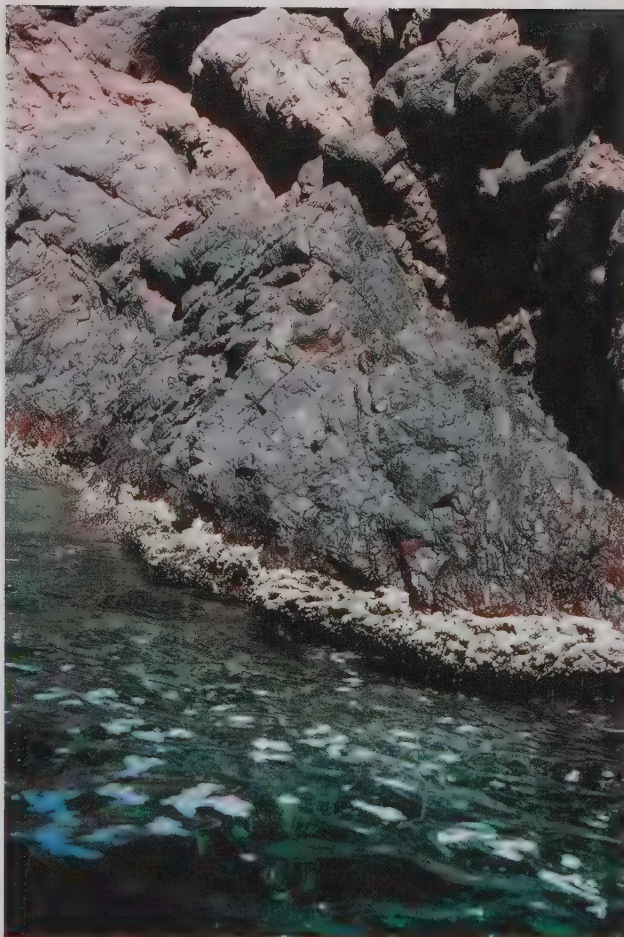
n'est cependant pas exclu que, bien avant, des Procaryotes, des Algues et des Champignons (libres ou associés en Lichens, cf. chap. 10) aient pu aborder les rivages des continents. Ces derniers avaient la capacité de s'installer sur les roches nues du littoral; la succession des Lichens observable aujourd'hui au-dessus de l'estran nous en donne-t-elle une image ? Notons que si les fossiles de Lichens typiques ne sont connus que depuis le Tertiaire, des organismes symbiotiques analogues existèrent dès le Dévonien².

La vie est dure hors du berceau aquatique natal

Le développement d'un végétal dans un milieu franchement aérien est soumis à des contraintes très différentes de celles subies en milieu aquatique. Tout d'abord, l'humidité de l'air autour de la plante étant très variable, et rarement à saturation, le végétal est menacé de déshydratation. La faible densité de l'air favorise d'ailleurs les déplacements des masses d'air à l'origine du vent, augmentant l'effet desséchant. Cette faible densité, par rapport à celle de l'eau, ne crée pas une poussée d'Archimède suffisante pour assurer le maintien érigé du végétal: il ne peut survivre sans acquérir des structures rigides particulières. Enfin, la faible capacité calorifique de l'air autorise des variations des températures beaucoup plus importantes et rapides que dans le milieu aquatique.

Si les végétaux immergés peuvent s'alimenter par toute leur surface en eau et en nutriments, il n'en est pas de même des plantes terrestres; les ions nutritifs, en solution dans le substrat, doivent y être prélevés puis distribués aux divers organes. Seul, le dioxyde de carbone est en contact avec les parties aériennes des plantes, mais sa disponibilité dans l'air (0,03%) est plus faible que dans l'eau³. En revanche, les diverses longueurs d'ondes de lumière sont inégalement absorbées en milieu aquatique. Les radiations rouges, photosynthétiquement efficaces (cf. chap. 10), sont arrêtées par une faible épaisseur d'eau. Il en résulte que les plantes aquatiques ne peuvent vivre en eaux profondes, alors que dans l'air des limites de ce genre n'existent pas.

L'eau, en outre, protège les végétaux immergés des radiations ultraviolettes néfastes à la vie. Tant que ce rayonnement était maximal, la colonisation du milieu aérien n'a pu se faire. L'enrichissement de l'atmosphère en oxygène est peu à peu devenu suffisant pour



Trottoir d'Algues en baie de Porto (Corse). Au niveau de la mer, une corniche d'Algues calcaires (avec d'autres organismes) est fixée sur la paroi granitique: image des prémices de la conquête des continents ?

permettre la formation d'une couche d'ozone réduisant l'irradiation ultraviolette dangereuse pour la vie aérienne.

Toutes ces contraintes ont pu être surmontées par les premiers végétaux supérieurs terrestres : leur existence en est la preuve ! Une de leurs « inventions » fondamentales est du domaine chimique : c'est la *lignine*, substance phénolique complexe qui incruste les parois de diverses cellules en les rendant imperméables et rigides (véritable squelette pour la plante). C'est la lignine qui, dans le bois, permet aux cellules où circule la sève brute de jouer leur rôle de canalisation sans être écrasées.

D'autres substances, cutine et subérine, imperméabilisent les cellules superficielles en limitant les pertes d'eau par évaporation. En revanche, elles empêchent les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, mais ceux-ci restent possibles grâce aux stomates : la présence de ces derniers chez les *Rhynia* du Dévonien atteste leur caractère de végétaux aériens.

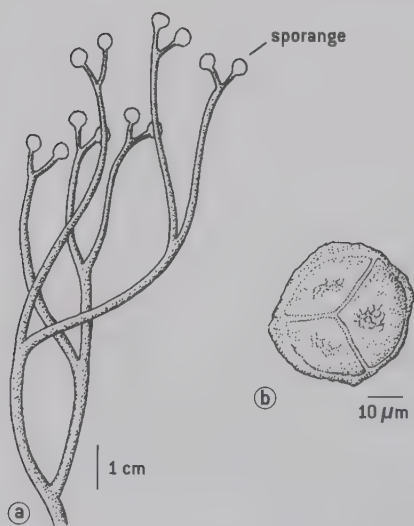
Mais toutes ces structures – systèmes conducteurs de sève, stomate et cuticule des épidermes – impliquent la mise en place d'un nombre prodigieux de réactions biochimiques, l'intervention d'enzymes nombreuses et de systèmes de régulation sophistiqués qui ont certainement nécessité de longs processus de variations et de sélection aboutissant à chaque étape à des « améliorations » évolutives.

Les Psilophytes, premiers végétaux vasculaires

Si les premiers végétaux à sortir de l'eau furent peut-être aussi des Algues vertes, encore fortement inféodées au milieu aquatique, les véritables conquérants du milieu aérien furent des végétaux possédant des tissus conducteurs de sève (des « vaisseaux ») : les

plantes vasculaires. La plus ancienne connue est le *Cooksonia*, du Silurien supérieur, petite « herbe » de quelques centimètres aux axes ramifiés dépourvus de feuilles et portant des sporanges terminaux.

Le premier groupe important de plantes vasculaires, appartenant aux Ptéridophytes, fut celui des Psilophytes, dont les restes fossiles furent découverts dans des terrains d'âge dévonien (– 400 millions d'années) à Rhynie (Écosse). Ces plantes avaient un aspect analogue au *Cooksonia*, mais leurs restes sont plus complets : de leurs rhizomes enfouis dans des marécages jaillissaient des tiges aériennes (pourvues de stomates) portant des sporanges. Ces plantes étaient dépourvues de racines, mais des Champignons symbiotiques reconnus dans leur rhizome assuraient leur alimentation en eau et en ions. Dans la nature actuelle, le *Psilotum*, Ptéridophyte tropical, à rameaux verts, dressés, issus d'un rhizome sans racines,



a. *Cooksonia*, l'un des premiers végétaux vasculaires, date de 414 millions d'années; **b.** une spore.

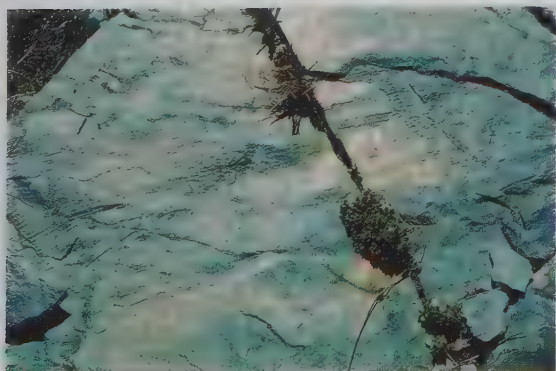
rappelle les lointaines *Rhynia* et héberge aussi des Champignons filamenteux (cf. chap. 2 et 6).

Le Dévonien marque une étape capitale dans l'évolution du monde vivant : la conquête définitive des continents par les végétaux, comme par les animaux qui en sont tributaires. La flore, subissant alors une très grande diversification, s'établit sur des terres jusqu'alors désertiques, comme si tout avait été longuement préparé en coulisses avant son « entrée en scène ». C'est dans les régions à climat tropical humide, particulièrement favorable à la vie, que se concrétise encore aujourd'hui l'extraordinaire « génie inventif » de l'évolution. De nombreux groupes végétaux apparaissent au Dévonien, dont beaucoup de genres (« fossiles vivants ») existent encore, sous des formes proches, dans la nature actuelle. Dans le foisonnement de cette diversification, on peut reconnaître quelques grandes tendances évolutives au fur et à mesure de l'apparition de nouveaux groupes de plantes.

De l'herbe à l'arbre

Le développement des tissus conducteurs et de soutien, l'apparition du bois qui permet un accroissement en diamètre au fur et à mesure de la croissance, la différenciation de véritables racines, organes de fixation et d'absorption, tout cela va permettre l'édification de végétaux de grande taille. Il y a 350 millions d'années, la forêt du Carbonifère, dont les dépôts fossilisés ont formé les gisements de houille, comportait de grands arbres dont beaucoup sont voisins des Ptéridophytes actuels (cf. chap. 2 et 10). Parmi eux, les Lépidodendrons atteignaient 40 m de haut. Ils étaient associés aux Calamites, formes géantes proches des Prêles actuelles, et à des Fougères arborescentes. Les sous-bois étaient peuplés de Sélaginelles, de Lycopodes et de lianes aujourd'hui disparues, les Sphénophyllales.

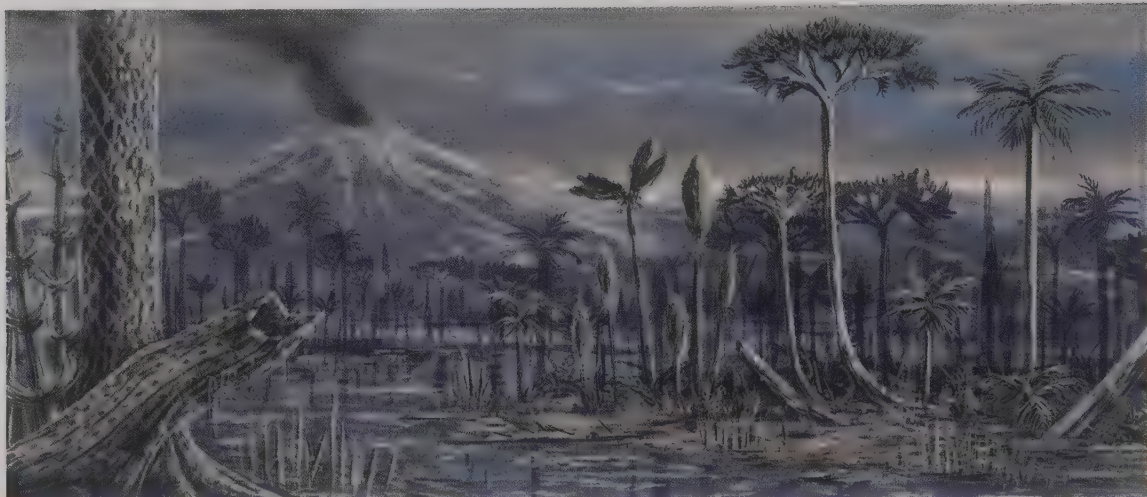
La forêt houillère marque l'apogée des Ptéridophytes, mais elle comportait déjà les ancêtres des Conifères (les Cordaïtales), ainsi que des arbres dont les feuilles, imitant celles des Fougères, étaient pourvues d'organes ovoïdes pris d'abord pour des graines (en fait, ce sont des ovules analogues à ceux du Cycas, cf. chap. 2). Ces plantes représentaient un groupe maintenant disparu (les Ptéridospermales, littéralement « Fougères à graines »)⁴.



Sur un schiste carbonifère du Briançonnais, l'empreinte d'un Calamite évoque celle d'une Prêle géante.



Fragment fossile d'une fronde de Ptéridospermale carbonifère.



La forêt houillère du Carbonifère (il y a 300 millions d'années) : végétation luxuriante dominée par des Ptéridophytes (Fougères, Calamites analogues aux Prêles, Lycopodes arborescents), aux formes étranges, mais peu différentes de certains paysages actuels de la forêt amazonienne.

Mais les différentes « innovations » du monde végétal ne se sont pas succédées en un parcours linéaire. Elles ont donné lieu à de multiples tentatives au sein de lignées différentes, échelonnées dans le temps, heureuses (efficaces) ou avortées. Ainsi, l'appareil racinaire tel que nous le connaissons dans la flore actuelle n'a pas été acquis d'emblée. Les Lépidodendrons, par exemple, n'avaient pas de véritables racines, mais leurs organes souterrains étaient cependant fonctionnels si l'on considère leur grande taille et leur répartition géographique étendue. Dans la nature actuelle, les Lycopodes et les Sélaginelles (cf. chap. 2), proches parents des Lépidodendrons, ont encore des organes absorbants très particuliers, intermédiaires entre tiges et racines par leur structure.

L'« invention » de l'ovule et de la graine

Rappelons que les Fougères se reproduisent par des spores et présentent un cycle où alternent deux organismes différents (cf. chap. 2) : le gamétophyte (prothalle issu de la spore) et le sporophyte, la Fougère feuillée.

Dans certaines lignées de Ptéridophytes se manifeste une spécialisation des sporanges : certains contiennent de petites spores à l'origine des gamétophytes mâles, d'autres contiennent des spores plus grosses et en moins grand nombre, donnant les gamétophytes femelles. C'est le cas des Sélaginelles, dans la nature actuelle, et chez de nombreux Ptéridophytes carbonifères.

Au cours de l'évolution, l'importance des gamétophytes diminue en taille et en nombre de cellules. De plus, les spores ont tendance à germer dans leur sporange ; le gamétophyte femelle se forme alors dans les sporanges de la plante-mère. Au Carbonifère, les sporanges du Lépidocarpon ne contenaient qu'une seule grosse spore développée dans le sporange en un gamétophyte femelle sur lequel s'effectuait la fécondation. La nature actuelle comporte encore des situations comparables : la Sélaginelle vivipare déve-

loppe ses prothalles dans les sporanges jusqu'à la fécondation. Les gamétophytes femelles renferment un embryon quand ils sont dispersés («viviparie»)...

Le terme «ovule» n'a pas le même sens dans les deux règnes. Contrairement aux animaux chez lesquels il désigne le gamète femelle, l'ovule végétal est un organe complexe : il correspond, chez les Ptéridospermales, au gamétophyte femelle inclus dans des tissus du sporophyte équivalant à un sporange. Un petit orifice à son sommet (micropyle) permet l'arrivée des éléments mâles. La fécondation du gamète femelle contenu dans l'ovule donne une plantule. L'ensemble est disséminé, la plantule étant associée à des réserves nutritives accumulées dans les tissus du gamétophyte. L'ovule est donc un organe de dissémination et de protection, en relation avec une vie en milieu terrestre.

Mais le gamète mâle doit rejoindre le gamète femelle. Corrélativement à la formation de l'ovule, les gamétophytes mâles sont de plus en plus petits au cours de l'évolution et sont eux-mêmes disséminés : ils sont analogues aux grains de pollen des Gymnospermes, qui germent et donnent les spermatozoïdes (alors au nombre de deux).

Chez les Ptéridospermales, qui disséminent des ovules, les réserves sont accumulées avant la fécondation. Cela s'observe aussi, actuellement, chez les *Cycas* et *Ginkgo* (cf. chap. 2). Ces réserves sont inutilisées si la fécondation n'a pas lieu, un peu comme dans le cas des «œufs clairs», non fécondés, des Oiseaux. Si la fécondation de l'ovule a lieu, la jeune plante se développe immédiatement sans qu'il y ait une pause dans la suite des événements. Le moindre accident, par exemple la dessiccation, lui est alors fatal.

Chez les Conifères, apparus au Permien, dernière période de l'ère primaire, où le climat semble avoir été chaud et sec sur de vastes étendues, on retrouve l'ovule. Cette fois, cependant, les réserves n'accompagnent la plantule qu'après la fécondation, évitant ainsi «tout gaspillage inutile». De plus, l'ensemble se déshydrate, entre en vie ralentie, échappant ainsi aux aléas climatiques. Une véritable graine est formée.



Fossile de *Walchia piniformis*, l'un des premiers Conifères [Permien].



Les Conifères résistants aux milieux difficiles sont prédominants dans le subarctique (a. Épicéas près de la baie d'Hudson, Québec) et en haute montagne (b. Arolles dans les Dolomites).

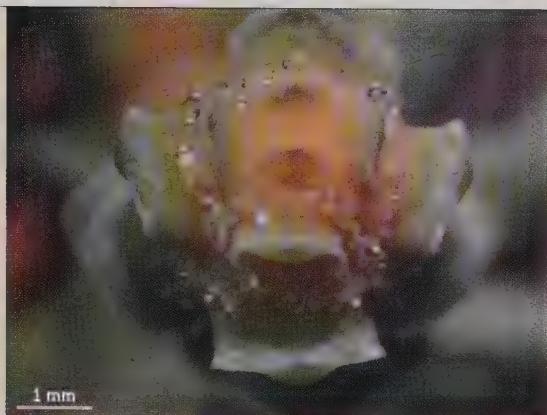
Une indépendance de plus en plus marquée vis-à-vis du milieu aquatique

Sortis des eaux, les végétaux terrestres ne restent pas moins tributaires de l'élément liquide, notamment pour réaliser leur fécondation. Chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, les spermatozoïdes nagent dans l'eau de pluie ou la rosée vers le gamète femelle (cf. chap. 10). Chez les plantes à ovules (*Cycas*, *Ginkgo*), le site de fécondation, très loca-



Le Pin de Wollemi (*Wollemia nobilis*), une Gymnosperme ancestrale de la famille des Araucariacées, connue à l'état fossile au Jurassique, a été découverte vivante en Australie, en 1994, à 150 km de Sydney.

Les jugements de valeur sur le degré évolutif de tel ou tel groupe ancien ne doivent pas faire considérer les espèces qui leur appartiennent comme moins bien « adaptées ». Les Conifères, par exemple, forment l'essentiel des forêts couvrant une bonne partie des continents actuels, sous des climats à forte contrainte thermique (taïga de l'Eurasie, forêt subalpine de nos montagnes). Ces arbres résistent à des températures hivernales très basses, certains continuant à photosynthétiser quelques degrés en dessous du zéro. On peut penser, d'après l'étymologie du mot « Gymnosperme », que leurs graines « nues » sont fragiles. En réalité, ce sont les ovules qui sont « nus ». Après la pollinisation qui se fait directement, les écailles entourant les ovules deviennent charnues ou bien se lignifient : les graines,



La pollinisation du *Cupressus arizonica*. Les très jeunes cônes montrent, à l'aisselle de leurs écailles, les gouttelettes qui sourdent des orifices micropylaires et qui capturent le pollen.

alors pratiquement enfermées dans des cavités closes, sont aussi bien protégées que celles des Angiospermes.

Chez les Conifères, bien que les ovules soient nus, leur accessibilité au pollen n'est pas évidente : d'une part, la surface de réception, très réduite, est une minuscule ouverture (micropyle) au sommet de l'ovule, tournée par ailleurs vers l'axe du cône chez beaucoup d'espèces.

Deux dispositions remarquables sont corrélatives à ces contraintes :

- La domestication des courants d'air. Des études en soufflerie montrent qu'à l'approche d'un jeune cône femelle, les courants d'air chargés de pollen sont déviés. La disposition des écailles, leur ornementation et les espaces entre elles seraient adaptés à la forme et à la dimension du pollen de l'espèce en cause. L'approche du pollen vers l'ovule serait ainsi « guidée », ce qui force l'admiration !

- La goutte attrape-pollen. Les ovules de beaucoup de Gymnospermes secrètent, au moment de la pollinisation, une goutte de liquide émise à leur sommet. La surface réceptrice du pollen est ainsi augmentée. Ulérieurement, cette goutte est réabsorbée dans le micropyle, ce qui rapproche les grains de pollen ainsi fixés du gamète femelle.

lisé, est une petite chambre, creusée au sommet de l'ovule, dans laquelle est secrété un liquide où nagent les spermatozoïdes. À partir de ce groupe et chez toutes les plantes à graines, les plantules ne naissent plus « de la dernière pluie » !

Chez les Conifères, le gamétophyte femelle est encore plus protégé, et la fécondation nécessite un nouveau mécanisme. Leurs spermatozoïdes, dépourvus de mobilité propre (sans flagelles), sont conduits jusqu'aux gamètes femelles par un tube qui s'allonge depuis le grain de pollen et atteint le gamète femelle en pénétrant à travers les tissus de l'ovule. La fécondation est maintenant indépendante de tout milieu aqueux.

À l'ère secondaire, les Gymnospermes dominent, broutés par des Dinosaures. Mais ceux-ci vont être les témoins de l'apparition des Angiospermes, un groupe « explosif » bientôt prépondérant dans le paysage végétal (voir l'encadré ci-contre). Apparues au Crétacé inférieur, les Angiospermes se diversifient à la fin du Secondaire, puis dominent la flore terrestre du Tertiaire à l'époque actuelle.

Une nouvelle protection

Après l'inclusion du gamétophyte femelle dans un ovule, celui-ci est lui-même enfermé, chez les Angiospermes, au sein d'un organe creux, l'ovaire. L'ovaire résulte du repliement de la (ou des) feuille(s) fertile(s) participant chacune à la formation de l'organe femelle de la fleur, ou carpelle. Cette inclusion de l'ovule, si elle le protège, complique les processus de fécondation. Au sommet du carpelle, un organe réceptif, le stigmate, peut fixer le pollen et permettre sa germination en un tube pollinique. Comme chez les Conifères, les gamètes mâles, dépourvus d'organites locomoteurs, sont conduits par le tube pollinique jusqu'à chaque ovule, parfois après un long trajet si le stigmate et l'ovaire sont séparés par un style plus ou moins différencié (encadré p. 35).

Le stigmate n'a pas seulement le rôle précédent. Véritable gardien du génome de la plante à venir, il permet ou non la germination de tout pollen ne remplissant pas les conditions de son admission : le pollen de la même plante peut être exclu (auto-stérilité), alors que celui d'une espèce voisine (généralement du même genre) peut être accepté et donner un hybride (cf. chap. 10). Favorisant ainsi les croisements entre plantes plus ou moins différentes, ce mécanisme est à l'origine de recombinaisons et de diversité génétique, et par là même de plus grande compétitivité. L'« invention » du stigmate est sans doute responsable pour une grande part de la « réussite » des Angiospermes, comme d'ailleurs elle a permis leur apparition.

L'ovule de ces plantes présente encore d'autres particularités. Beaucoup plus réduit que chez les Gymnospermes, le gamétophyte femelle, ou « sac embryonnaire » qui y est inclus ne comporte que peu de cellules (huit le plus souvent). Il ne contient donc pas de réserves nutritives, alors que la graine mûre en dispose⁵.

La clé du problème résulte d'un processus original, la double fécondation. Le tube pollinique conduit vers l'ovaire deux gamètes mâles : l'un d'eux, uni au gamète femelle, est naturellement à l'origine de l'embryon. L'autre, au lieu de dégénérer comme chez les Gymnospermes, s'unit à une cellule du sac embryonnaire qui prolifère en un tissu accumulant des réserves, l'**albumen**⁶.



Le stigmate [ici de *Tillandsia circinata*, Broméliacée] est un organe caractéristique des Angiospermes. Il permet la fixation, puis la germination du pollen, et surtout il contrôle cette dernière, favorisant la pollinisation croisée, source de diversité.

Angiospermes et Dinosaures : un affrontement fatal ?

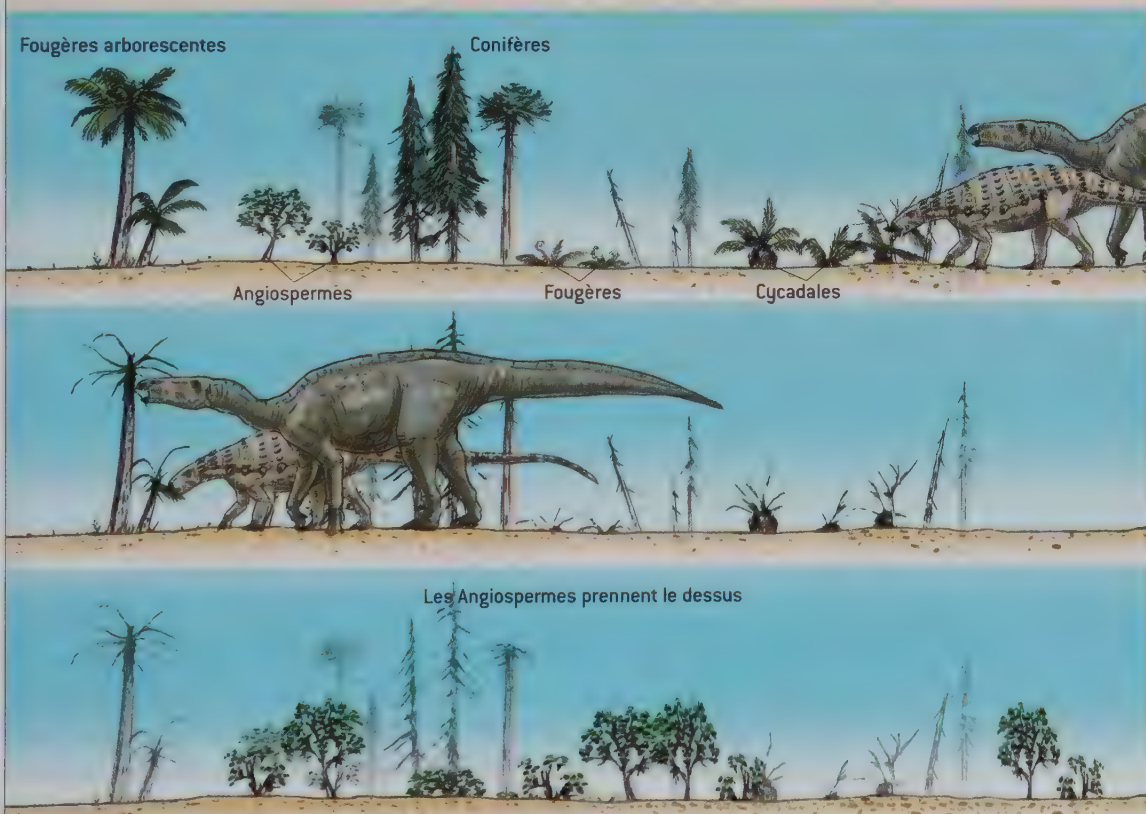
On ne peut nier les relations entre les végétaux et les animaux qui s'en nourrissent (herbivores, frugivores, consommateurs de nectar...). Mais reconstituer ces relations entre espèces disparues n'est pas une chose facile.

Certains spécialistes des Dinosaures, comme R. T. Bakker, ont fait remarquer qu'à la fin du Jurassique les grands Dinosaures qui broutaient la cime des arbres ont régressé, alors que des espèces plus petites, apparues au début du Crétacé, consommaient les plantes près du sol : herbacées, arbustes, jeunes sujets de grands arbres dont ils devaient alors gêner la régénération. Or le début du Crétacé marque l'avènement des Angiospermes : leur diversification a dû être favorisée par la diminution du couvert forestier, et elles ont pu conquérir le terrain aux dépens de groupes anciens, Ptéridophytes et Gymnospermes. De nos jours, les gros végétariens (Éléphants, Rhinocéros...) peuvent bouleverser le paysage végétal, de même que les Bisons, en Amérique du Nord, ont fait reculer la forêt au profit de la prairie. On peut raisonnablement penser que des Dinosaures de plusieurs tonnes ont

dû avoir une action analogue sur le monde végétal. Les Angiospermes auraient ainsi évolué avec les Dinosaures !

Corrélativement, les plantes à fleurs ont développé un arsenal de composés chimiques extraordinairement varié : alcaloïdes, tannins, cyanures..., composés toxiques ou repoussants (cf. chap. 8) auxquels les herbivores ont réagi de façon inégale, d'où un effet de sélection portant à la fois sur la faune et la flore. La dominance des Angiospermes a nécessairement changé le menu des Dinosaures. Or, les Reptiles herbivores actuels discriminent beaucoup moins les plantes toxiques que les Mammifères. Il en aurait été de même pour les Dinosaures, qui n'auraient pas réussi à s'adapter à cette nouvelle nourriture et auraient été victimes d'un empoisonnement progressif. Par leurs actions sur la végétation, ces Reptiles auraient ainsi creusé leur propre tombe, entourée par les fleurs dont ils avaient favorisé l'apparition...

Ce n'est qu'une hypothèse (voir p. 144) s'ajoutant à l'épais dossier relatif à la disparition, brutale ou progressive, de ce groupe de Reptiles particulièrement médiatique...



Les Dinosaures et les plantes à fleurs. Contrairement à leurs prédécesseurs qui se nourrissaient surtout de feuillages d'arbres, les Dinosaures du Crétacé étaient des brouteurs au sol et menaçaient la végétation de surpâturage. Les plantes sans fleurs ne purent se régénérer aussi vite que les plantes à fleurs qui prirent le dessus. [D'après R. T. Bakker, *Le Ptérodactyle rose*, Colin-Chabaud, 1990.]



À la fonte des neiges, des Alpes aux Pyrénées, la fragile fleur de Soldanelle déploie ses pétales frangés. Au centre de la fleur, le style, terminé par le stigmate (blanc) collecteur du pollen.

Un monde de fleurs

Si certaines Préphanérogames, comme les Bennettitales du Jurassique, avaient déjà des organes reproducteurs groupés en verticilles floraux, sorte de périanthe, ce sont les Angiospermes qui généralisent et perfectionnent la fleur. Diversité et magnificence florales expriment une multiplicité de modalités dans le rapprochement pollen-stigmate. Cela tient au fait que la diversification des Angiospermes à partir du Crétacé s'est réalisée en corrélation et en interaction avec l'évolution d'Insectes, en particulier des Hyménoptères (Bourdons, Guêpes...) et des Lépidoptères (Papillons), agents incomparables de transfert de pollen. On parle d'une « coévolution » aboutissant à des interactions très précises entre fleurs et Insectes (cf. chap. 10).

Du Crétacé jusqu'à l'époque actuelle, l'évolution s'est manifestée par des modifications de construction de la fleur des Angiospermes. Des formes primitives sont parvenues jusqu'à nous, côtoyant des formes plus évoluées; il n'est pas facile de trouver un fil directeur dans cette diversité. Certains pensent que la tendance évolutive serait aux groupements de fleurs en inflores-

cences de plus en plus contractées, finissant par mimer une fleur unique. Ainsi, chez les Astéracées (ou Composées), la Marguerite par exemple, les fleurs périphériques des capitules ont, des pétales plus grands contrairement à celles du centre, les bractées périphériques simulant un calice.

Par ailleurs, ce que l'on prend pour une fleur chez nos Euphorbes est en réalité une inflorescence contractée: au centre «trône» une fleur femelle réduite à son pistil, entourée de fleurs mâles réduites chacune à une seule étamine.

La réussite des Angiospermes

Les Angiospermes actuels ont des formes variées: arbres, arbustes, herbes, plantes à rhizomes, à bulbes ou à tubercules. Leur durée de vie est en général d'autant plus courte que la plante est petite, des arbres plurimillénaires jusqu'aux éphémérophytes des déserts dont la vie se compte en jours.

Certains ont vu chez ces dernières la poursuite de la tendance à la réduction du sporophyte, comparable à celle des gamétophytes au cours de l'évolution. En même temps, la réduction de la durée de la vie serait compensée par une accélération de la reproduction, notamment chez les espèces annuelles, qui présentent une succession de générations beaucoup plus rapide que les espèces arborescentes, dont la maturité sexuelle



La canopée, moutonnement des frondaisons de la forêt équatoriale. Explorée par le «radeau des cimes»², elle a révélé sa prodigieuse diversité : arbres à tous les stades de la vie, innombrables espèces d'épiphytes et d'insectes... Une richesse très menacée. (La région du mont Galbao en Guyane française.)

est tardive (une cinquantaine d'années chez les Chênes). Ces plantes à générations nombreuses ont donc des potentialités évolutives plus importantes.

Dans les familles de Dicotylédones considérées comme «primitives» par la structure de la fleur ou celle du bois (Magnoliidées), on observe une majorité d'arbres, donc de plantes très complexes, alors que chez les Astéracées considérées comme plus «évoluées», les plantes herbacées sont majoritaires. La forme «arbre», plus ancienne que la forme «herbe» dans ce groupe, domine dans les régions tropicales humides à climat constant. Celles-ci montrent d'ailleurs une grande diversité de types biologiques : selon l'expression de Mangenot, ce sont des régions de «libre expression des génotypes».

Dans les régions à climats contrastés, à saisons bien marquées, les types biologiques de petite taille sont majoritaires en espèces ; leurs bourgeons sont protégés, en hiver ou en période aride, par d'épais revêtements et leur situation dans le sol ou à sa proximité. Ils ont été sélectionnés par un régime climatique plus sévère, à partir des formes existant déjà dans les régions intertropicales : ces végétaux peuvent ainsi être considérés comme préadaptés.

Les Monocotylédones sont en majorité herbacées (2000 arbres et arbustes seulement sur 55 000 espèces). Les arbres n'y sont présents que dans quelques familles considérées



 **Le célèbre Dragonnier des îles Canaries (*Dracaena draco*)**, à l'origine de nombreuses légendes, peut atteindre des dimensions impressionnantes, bien que classé parmi les Monocotylédones. Ici, celui d'Icod de los Vinos (Tenerife), objet d'excursions touristiques.

comme évoluées (Pandanaées, Palmiers, Musacées, Agavacées, quelques Liliacées: *Aloe*), mais ces «arbres» ont des caractères anatomiques différents de ceux des Dicotylédones. Certains ont, comme ces dernières, une croissance en diamètre progressive, mais avec des structures particulières, sans former de véritable bois (ex.: les Aloès, les Yuccas, les Dragonniers...). D'autres ont une tige au diamètre rapidement déterminé (ex.: les Palmiers, les Pandanaées): celle-ci n'est pas un tronc, mais un stipe.

Et après ?

L'avenir des espèces végétales est l'objet de nombreuses spéculations de botanistes. Qu'en sera-t-il dans quelques millions d'années? Quels pourraient être les nouveaux changements dans le cycle de reproduction? On peut imaginer que l'ovaire lui-même bénéficie d'une protection supplémentaire (angiocarpie). Ces prémices s'observent dans certaines familles (ex.: les Monimiacées, les Rosacées à ovaire infère...).

En attendant, l'Homme joue un rôle manifeste sur le cours de l'évolution des plantes (cf. chap. 11). Il banalise de manière catastrophique l'environnement de nombreuses espèces, accélérant ainsi leur disparition. Il uniformise le paysage

végétal, et crée des espaces nus où l'évolution trouve cependant un nouveau terrain d'action (cf. chap. 10). Enfin, il en arrive, par manipulations génétiques, à perturber le patrimoine héréditaire de nombreuses plantes cultivées. Son action est en définitive analogue aux catastrophes naturelles invoquées comme moteur de l'évolution, telle la grande extinction de la fin du Crétacé, sans doute due à une chute d'énormes météorites et/ou à des éruptions volcaniques gigantesques. De cette brutale action humaine, quels nouveaux groupes animaux et végétaux peuvent-ils apparaître? Laissons à nos successeurs, les néo-humains, le soin de le constater.

8

Le génie conquérant

En 1883, l'une des plus grandes catastrophes de l'époque historique, l'explosion du Krakatau (Indonésie), projeta dans les airs 18 milliards de mètres cubes de roche pulvérisée et anéantit sans doute toute forme de vie sur cet archipel des îles de la Sonde, entièrement bouleversé. S'il fallut attendre trois ans pour y observer les premiers végétaux, un demi-siècle plus tard, la forêt y avait repris ses droits. Alors relativement pauvre pour une forêt tropicale, elle comptait tout de même plus de 200 espèces de végétaux à racines (Ptéridophytes et Spermaphytes). Toutes avaient dû franchir les quelque 30 km de mer séparant le Krakatau des côtes les plus proches, celles de Java.

À vrai dire, l'extermination totale de la vie végétale, suite à la catastrophe de 1883, n'est pas certaine. En revanche, on a la preuve absolue que l'île de Surtsey, dans l'océan Atlantique Nord, était absolument vierge: en novembre 1963, elle apparut en pleine mer à une vingtaine de kilomètres des côtes sud-ouest de l'Islande, à la suite d'éruptions volcaniques qui se poursuivirent jusqu'au début de 1965. Sa colonisation végétale a été méthodiquement suivie. De 1965 à 1973 sont apparues treize espèces de plantes à fleurs, espèces littorales dont les premiers représentants ont été observés au nord et au nord-est de l'île de Surtsey face aux côtes islandaises d'où provenaient leurs graines; elles y restèrent longtemps cantonnées. En revanche, les Mousses, après une discrète apparition en 1967 sur le versant sud du volcan, se sont prodigieusement étendues et ont couvert en moins de quatre ans plus de la moitié de la surface de l'île.



Sur la côte sud de la Réunion, une coulée de lave issue du Piton de la Fournaise se couvre en quelques années d'une végétation vigoureuse [la Fougère *Nephrolepis abrupta* et le Lichen *Stereocaulon*].



La colonisation de l'île de Surtsey (Islande) par les végétaux.

La végétation aurait-elle horreur du vide ?

On constate que les plantes les plus diverses s'installent plus ou moins rapidement sur tout territoire libre : bancs de sables marins ou fluviaux, surfaces brûlées, coulées volcaniques à peine refroidies (voir p. 145), éboulis naturels ou artificiels comme les terrils, vieux murs, friches agricoles ou industrielles...

Font seulement exception les déserts glacés ou arides. Encore que, chez ces derniers, une période de pluie de quelques jours fait verdir les ergs sahariens, donnant de maigres et éphémères pâturages (*l'acheb*, voir p. 195), indice de la présence dans les sables d'une foule de graines (parfois de bulbes) en attente.

Le recul des glaciers quaternaires a libéré des espaces immenses aux confins septentrionaux des continents comme dans les montagnes. De ces surfaces nues, la végétation s'est emparée. Les phases successives de cette colonisation (l'un des aspects de la dynamique végétale, voir ci-dessous) aboutissent, si le climat (lié à la latitude ou à l'altitude) le permet, à l'implantation de la forêt. Aisément datables, les moraines fossiles (voir p. 149) fournissent à cet égard des modèles classiques pour les études biogéographiques portant sur les successions végétales. Non seulement ces travaux mettent en évidence les fluctuations climatiques du passé, mais ils sont riches d'applications pratiques (stabilisation des terrains en montagne, « verdissement » des pistes de ski...).

Lors de la colonisation d'un espace «vierge», les peuplements végétaux se succèdent selon des processus très comparables. Chacun a de multiples occasions de les observer dans nos régions: abandonnées par la déprise agricole, les anciennes parcelles de culture ou les prairies, naguère fauchées ou pacagées, sont, en l'absence de toute intervention humaine, envahies par les broussailles, puis par la forêt. Ce processus, qui demande moins de 50 ans en climat tempéré, est qualifié de *dynamique végétale*. Des successions comparables peuvent s'observer à partir de tout autre substrat libre, rocheux, terrestre ou aquatique (étang envahi par une roselière qui ensuite se boise). Ainsi, à des formations végétales transitoires et instables succède plus ou moins rapidement un peuplement stable (selon le climat : forêt feuillue ou résineuse, alpage, toundra...) qualifié de *climax*. Ce peuplement *climacique* reste inchangé si les paramètres climatiques régionaux sont eux-mêmes stables.

La progression de proche en proche : longue patience ou conquête explosive

Par nécessité, la recolonisation du Krakatau, comme celle de Surtsey, s'effectua à distance. Au contraire, la progression d'une plante se fait souvent de proche en proche, généralement alors par le jeu de sa multiplication végétative. Réserveons pour l'instant les cas de reproduction par graines ou spores; leur dispersion, qu'elle soit proche ou lointaine, fait appel aux mêmes mécanismes.

Cette progression de proche en proche est parfois très lente. Le Lichen *Rhizocarpon geographicum* (voir la photo p. 150) colonisant les roches siliceuses à l'étage alpin, ne gagne que quelques centimètres par siècle; la mesure de ses thalles (lichénométrie) permet d'estimer le temps qui s'est écoulé depuis



La **dynamique végétale** a presque effacé les gradins d'un théâtre antique (Hieraclea, Anatolie).



Cette délicate Fougère (*Asplenium fissum*) a su saisir l'opportunité de cette cavité dans une dalle calcaire du lapiaz alpin (Marguareis, Alpes-Maritimes, 2 400 m).



Au nord du Québec, la végétation subarctique est totalement exempte d'actions humaines. Elle résulte ici d'une reconquête, accompagnant en moins de 10 000 ans le recul de la dernière calotte glaciaire (Wurm), qui avait anéanti toute vie active. Des lacs (L) ont encore de l'eau libre, mais la colonisation de certains a engendré d'énormes accumulations de matière végétale : tourbières en coupoles dispersées (palses **P** ou en bourrelets **B**). Les forêts d'Épicéas, localement denses, dispersent leurs arbres sur les saillants rocheux, couverts de Lichens blancs (**EL**). (Photo prise vers 1 000 m d'altitude.)



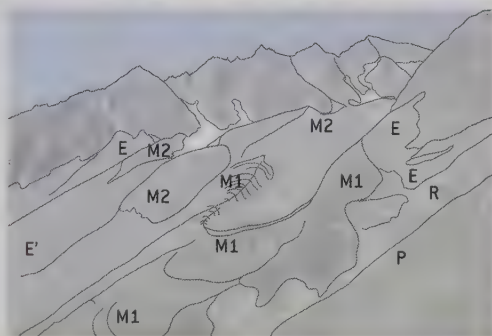
que la roche a été libérée par la glace. De même, l'extension du mycélium de Champignons prairiaux se manifeste par l'augmentation du diamètre des « ronds de sorcières », au rythme de quelques décimètres par an, ce qui suppose pour certains un âge de plus d'un siècle (voir p. 150).

En revanche, échappée au sarcloir en un coin du potager, la Renoncule rampante aura tôt fait de conquérir l'espace offert par le jardinier négligent. Elle étend en toutes directions, avec une diabolique persévérance, ses tiges rampantes (stolons) qui s'enracinent et engendrent de nouvelles plantes. C'est l'exemple classique de la multiplication végétative.

En l'absence de pacage ou de fauche, une pelouse sèche est colonisée par des ligneux : ici un Bouleau, perchoir pour des oiseaux disséminateurs de graines, et dont l'abri permettra l'implantation d'autres végétaux tolérant l'ombre. (Environ de Laon, Aisne.)



Colonisation des moraines abandonnées au cours des fluctuations du glacier fossile de Pré-les-Fonts (massif des Écrins, Hautes-Alpes) entre 2 300 m et 3 200 m. **M1**: moraines anciennes, plus ou moins colonisées par la végétation; **M2**: moraines plus récentes (moins de 50 ans) recouvrant partiellement M1, non encore colonisées; **E**: éboulis actuels, faiblement colonisés; **E'**: éboulis plus anciens mieux colonisés; **P**: pelouse alpine (sol profond relativement stable); **R**: rochers (stables) partiellement colonisés dans les fissures.



Un terrain nu est-il un sol « vierge » ?

Le fait de n'observer en un lieu donné aucune trace de vie végétale ne signifie pas forcément que celle-ci en est absente. Lucien Guyot a notamment démontré expérimentalement qu'il subsiste souvent dans les sols d'importants stocks de semences « dormantes », graines ou spores, n'attendant que les conditions favorables à leur développement. Les colonies de *Digitales* (*Digitalis purpurea*) apparaissant massivement après les coupes dans certaines forêts montrent par leur abondance même, qu'elles ne proviennent pas d'un ensemencement de hasard, mais des innombrables graines déjà présentes dans le sol. Celles-ci dataient au plus tard de la coupe précédente pratiquée un siècle auparavant.

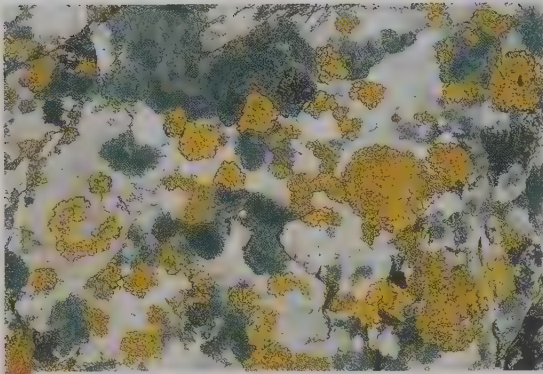
Autre exemple : le creusement d'un fossé dans une lande de la forêt de Rambouillet a fait réapparaître en masse le Lycopode inondé (*Lycopodiella inundata*), connu à cet emplacement voici environ 150 ans et ensuite disparu (cf. p. 41 et p. 245). Les Conservatoires botaniques nationaux ont souvent inclus l'étude de ces formes végétales latentes (« banques de semences ») dans leurs programmes de recherche.

Un glacier recouvrant un peuplement végétal ne l'anéantit pas forcément en entier. Après son retrait peuvent subsister

des végétaux vivants, surtout des graines : en Alaska, celles d'un Lupin arctique, âgé de 10 000 ans sont ainsi réapparues, et se sont montrées parfaitement viables.



De nombreuses Digitales dans une coupe forestière [région parisienne].



Les Lichens sont d'actifs pionniers, souvent même les premiers, sur les substrats les plus ingrats. Ici, plusieurs espèces diversement colorées sur une quartzite vers 2 800 m dans les Alpes. La mesure de la croissance du Lichen jaune (*Rhizocarpon*) permet de connaître la date du début de colonisation de la roche.



Fertile à son extrémité, le mycélium des Champignons croît en cercles (« ronds de sorcières »).



D'avantage appréciés quand ils sont émis par le Fraisier, les stolons sont produits par de très nombreuses espèces qui développent ainsi des peuplements étendus (plantes « sociales »).

L'enracinement de tiges aériennes (marcotage) est un processus analogue, bien visible sur les Ronces dont les arceaux épineux, inextricablement enchevêtrés, rendent impénétrables certains sous-bois. La « Fougère qui marche » (*Asplenium caudatum*) agit de même à plus petite échelle, par ses frondes dont les extrémités s'enracinent. En revanche, le Figuier Banian ne prend même pas la peine d'incliner ses rameaux vers le sol; il lui envoie des racines, bientôt fort épaisses: ainsi, à partir d'un seul arbre s'étend progressivement une véritable forêt sur échasses.

Dans les profondeurs du sol se déroule un processus presque identique: de nombreuses plantes « sociales » (le Carex des sables, le Chien-dent, la Fougère-Aigle...) émettent des tiges souterraines, les rhizomes, d'où jaillissent les organes aériens qui occupent rapidement l'espace. Donnant souvent de vastes peuplements uniformes, elles imposent à certains sous-bois, à la lande basque, aux marges des étangs (les roselières) une physionomie particulière.

Libres de leur expansion en milieu vierge, ces plantes peuvent aussi progresser au sein d'une végétation préexistante comportant des espèces moins dynamiques qui sont progressivement recouvertes et privées de lumière. D'autres attaquants compensent leur faible taille par l'émission de substances toxiques (télétoxie) assurant leur conquête (cf. chap. 10). Les « ronds de sorcières » déjà évoqués sont précédés dans leur avance par une frange de mortalité pour certaines plantes de prairies.

En maintes circonstances, les plantes « sociales » se révèlent des compétiteurs redou-

Décelables par le changement de couleur de l'herbe des prairies, les « ronds de sorcières » peuvent avoir de grandes dimensions (et un grand âge), ainsi ceux qui s'entrecroisent dans les prairies d'ubac à Saint-Véran: des chercheurs de Champignons (flèche) donnent l'échelle (Hautes-Alpes).

Dangers et utilité des plantes à rhizomes

Par leur puissance de colonisation en conditions favorables, les plantes à rhizomes ont un très grand rôle dans la nature. Inextirpables, résistants à la plupart des désherbants, la Prêle commune, le Chiendent, le Cirse des champs... sont de redoutables mauvaises herbes. Les roseaux et plantes analogues ont vite fait d'envahir les

berges des étangs, de progresser vers leur centre et de les colmater peu à peu (c'est « l'atterrissement ») qui peut faire disparaître le plan d'eau. En revanche, certaines plantes à rhizomes se révèlent indispensables à la fixation des dunes (Oyats, Chiendents littoraux...) ou des terrains instables en montagne.



 **Ce Figuier géant** (*Ficus magnolioides*) étend peu à peu son territoire grâce à ses racines-échasses faisant bientôt de l'arbre unique une véritable forêt. (Jardin botanique, St-Denis de la Réunion.)

tables, car le milieu immédiatement proche, généralement identique par son écologie à celui de leur station initiale, leur permet une expansion rapide. Les peuplements serrés de *Calamagrostis* ou de Molinie font obstacle à la germination des semences des arbres et empêchent la régénération forestière. L'extension de ces peuplements se poursuit tant que les conditions de sol et d'éclairement restent inchangées. Il arrive même que ces plantes conservent par leurs rhizomes des relations trophiques avec leur station d'origine : elles paraissent alors occuper des stations aberrantes. Ainsi, les Phragmites



 **Le rhizome du Carex des sables** (*Carex arenaria*) peut atteindre plusieurs décamètres (Cessières, Aisne).



La densité du peuplement de Molinie peut interdire le boisement. (Montagne de Reims, Marne.)

d'une roselière marécageuse peuvent atteindre les pentes sèches du voisinage.

Cependant, des colonies de ces espèces « sociales » voient leur progression bloquée tôt ou tard par une (ou des) barrière(s) écologique(s). Celles-ci marquent ainsi les limites des ceintures d'hélophytes autour des étangs, ou celles des peuplements de Graminées sur les dunes littorales. Dans ce dernier cas, l'Homme joue d'ailleurs un rôle au moins aussi important que les facteurs écologiques (naturels).



Dans leur progression, les plantes s'organisent en peuplements d'aspects et de structures universels. Dans la Dombes (en haut), comme près de Darwin (nord de l'Australie, en bas), on trouve la même succession, de la végétation aquatique flottante à la roselière amphibie et à la forêt mésophile. Cette analogie d'aspect masque des cortèges floristiques très différents : le Cygne et le Crocodile symbolisent l'immense écart géographique.



Espèces végétales invasives : des eaux douces, la Jussie (*Ludwigia grandiflora*) [a] ou la Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) [b] ; du littoral, *Mesembryanthemum cristallinum* [c] d'Afrique du Sud, récente menace pour la flore des dunes méditerranéennes.

Les milieux aquatiques d'eau douce sont particulièrement propices à l'extension des plantes « sociales ». Plus besoin ici de stolons ou de rhizomes : tout fragment du végétal trouve immédiatement dans l'eau des conditions idéales de vie, et sa propagation ne peut être qu'explosive, en progression géométrique. Introduite fortuitement en Europe vers 1836, l'Élodée du Canada ne tarda pas à mériter sa réputation de « peste des eaux », envahissant rivières et canaux, où les barques furent parfois bloquées. Elle est aujourd'hui, heureusement, en déclin. La Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*), espèce ornementale, originaire d'Amérique tropicale, pose les mêmes problèmes. Cultivée vers 1890 dans un Jardin botanique de Java, elle y devint abondante et les plantes en excès furent imprudemment jetées dans les ruisseaux voisins. De là elle a envahi progressivement tout le sud-est asiatique, atteignant le Japon et même Hawaï. Du bassin du Congo, qu'elle colonisa à partir de 1910, elle a proliféré jusqu'au Cameroun et en Rhodésie, où ses radeaux flottants peuvent empêcher la navigation.

Ce type d'invasion s'observe maintenant en Méditerranée.



Cette Algue (*Caulerpa taxifolia*) au premier plan, a été imprudemment introduite sur la Côte d'Azur. Elle envahit les champs de Posidonies (en arrière plan). Un malheur supplémentaire pour la Méditerranée.

Depuis 1970, une Algue tropicale, *Caulerpa taxifolia*, sans doute échappée d'aquariums marins, est apparue au large de Monaco. Gagnant, en 1990 le cap Martin près de Menton, elle couvre en 2002, 13 000 ha sur 180 km de côtes de la Méditerranée occidentale. Apparue en 1990 à Tripoli (Libye), une autre Caulerpe exotique, *Caulerpa racemosa*, couvre une étendue analogue de l'Adriatique à la Méditerranée orientale. Cette double invasion catastrophique, « pire qu'une marée noire! »¹, détruisant les herbiers à Posidonies (voir p. 29), a menacé de bouleverser l'équilibre écologique des écosystèmes littoraux (jusqu'à 50 m de profondeur). Or, la quasi-totalité de la richesse biologique de la Méditerranée se localise à ce niveau.

Ecce homo : une progression « assistée », pas toujours maîtrisée

Les exemples précédents illustrent un aspect particulier de l'action humaine, mais celle-ci s'est manifestée de multiples autres façons. À partir du Néolithique, l'Homme a semé ou planté d'innombrables espèces végétales aux usages non moins innombrables : plantes alimentaires, textiles, tinctoriales, médicinales, ornementales... Des



Moisson fleurie de Coquelicots. Une palette colorée et un cortège végétal que les herbicides ont souvent anéantis (région parisienne).

arbres ont été introduits, parfois loin de leur lieu d'origine (ainsi les Eucalyptus australiens dans les régions méditerranéennes), surtout pour la production forestière, mais parfois pour des raisons psychologiques ou religieuses : citons le Gingko, ombrageant les temples en Chine et au Japon ou le Fromager des « bois sacrés » en Afrique occidentale.

Faisant place nette pour ses cultures « par le fer et par le feu »², l'agriculteur a favorisé en retour l'extension d'un nombre considérable de « mauvaises herbes ». Ce sont les « adventices » de cultures sarclées et fumées (Chénopodiacées, Matricaires...), accompagnant le Chou et la Betterave, originaires comme eux du littoral d'Europe occidentale, ainsi que les « messicoles », Coquelicots et diverses autres espèces annuelles, liées aux céréales, ayant conquis dès l'Antiquité les champs cultivés, et dont l'origine géographique proche orientale est parfois obscure. Ces messicoles, autrefois indésirables, sont aujourd'hui en voie de disparition sous l'effet des désherbants « sélectifs » et méritent conservation.

Certaines de ces plantes sont strictement liées à une culture déterminée, notamment quand leurs graines « mimant » celles de l'espèce cultivée, ne peuvent alors être facilement triées et sont ainsi propagées lors des semailles. C'est le cas d'une Cameline (*Camelina alyssum*, Brassicacées) dont la graine a la même forme et les mêmes dimensions que celles du Lin. D'autres espèces ont un appareil végétatif de « facies » semblable à celui de la plante cultivée : avant l'emploi des herbicides sélectifs, les champs de Lin hébergeaient « en cachette » une Ivraie et un Silène (tous deux qualifiés de « *linicola* ») qui échappaient ainsi au désherbage manuel.

Diverses plantes cultivées se sont naturalisées et deviennent aussi de « mauvaises herbes ». Consommé en Europe tempérée depuis des millénaires, maintenant dédaigné, le Chénopode Bon-Henri subsiste autour des villages de montagne ; il y côtoie l'Absinthe, dont l'utilisation fut interdite en France en 1915.

Suite à ces interventions humaines, de nombreuses plantes américaines ont franchi l'Atlantique (voir aussi chap. 9 la propagation de divers parasites). L'Érigeron du Canada en est sans doute le premier exemple. Apparus en Europe vers la fin du XVIII^e siècle, les *Galinsoga*, Astéracées sud-américaines, presque inconnues en France avant la dernière guerre, ont eu, vers 1950, une extension véritablement « explosive » dans les jardins potagers, les décombres et friches périurbaines, avant de régresser peu à peu.

Une foule d'autres étrangères, américaines mais aussi asiatiques, apparaissent plus ou moins discrètement avant d'appartenir à la flore banale des sites fortement transformés par l'Homme : villes et villages, ruines (d'où le nom de « rudérales » donné à ces plantes), voies de communication, friches agricoles ou industrielles, peupleraies... Dans les régions tropicales, d'innombrables plantes invasives, véritables « pestes » menacent gravement la végétation autochtone, particulièrement la flore endémique des îles (à la Réunion, par exemple).

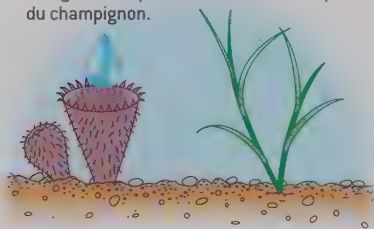
Notons enfin le cas d'espèces méditerranéennes observées au voisinage des terrains de camping sur les côtes du sud-ouest de la France ; elles ont été probablement entraînées par les roues des caravanes de touristes venus de la Côte d'Azur.

Le caractère planétaire de ces actions anthropiques justifie leur présentation particulière, bien que l'Homme ne soit rien d'autre qu'un Mammifère pensant. Mais les plantes ne l'ont pas attendu pour conquérir le monde ; d'ailleurs, nous verrons plus loin que d'autres animaux transportent aussi « activement » des végétaux.

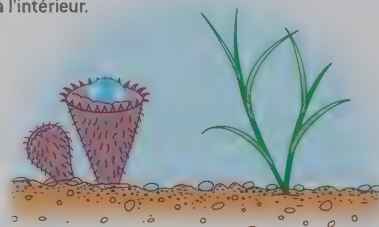


Un Champignon en nid [*Cyathus*, famille des Nidulariacées], dont la dispersion est expliquée sur le schéma ci-dessous. Il se développe sur des tiges mortes.

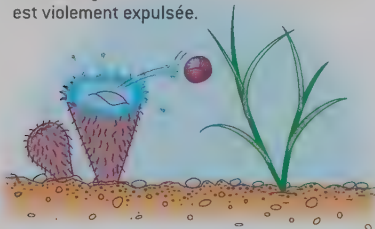
1. Une goutte de pluie tombe dans la coupe du champignon.



2. Elle imbibes les fructifications qui se trouvent à l'intérieur.



3. Une fois hydratée, l'une des fructifications est violemment expulsée.



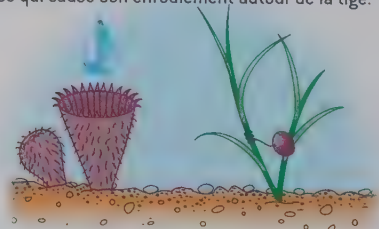
4. Un filament prolongeant la fructification s'accroche à une tige.



5. Une fois déroulé au maximum, le filament la renvoie en arrière...



6. Ce qui cause son enroulement autour de la tige.



La dispersion de *Cyathus*.

Depuis une cinquantaine d'années, des plantes inconnues au XIX^e siècle dans notre flore, sont devenues maintenant plus ou moins communes, notamment dans les friches, les décombres, les rivières... Parmi les plus banales ou les plus remarquables, citons :

- des méridionales : Ptérothèque de Nîmes (régresse maintenant après une phase d'expansion rapide), Réséda blanc ;
- des plantes d'Europe orientale ou d'Asie : Balsamine à petites fleurs (parcs urbains), Balsamine de l'Himalaya (bords de rivières), Buddleia (terrains abandonnés dans les

villes), Renouée à pointes, Renouée de Sakhaline, Matricaire en disque... qui est peut-être passée par l'Amérique ! L'une des dernières venues est l'Armoise annuelle qui a révélé des propriétés médicamenteuses intéressantes (antipaludéennes) ;

- des Américaines : Jussie, divers *Bidens* (bords des eaux), *Galinsoga* (jardins), Jonc ténu (chemins forestiers humides) et, dans le Midi, diverses Graminées tropicales (*Paspalum*) ;
- des Africaines : Sénéçon du Cap.

La conquête à distance : le biotope maître du jeu

Les plantes sont par essence immobiles ; pourtant, tels les navigateurs ibériques du XV^e siècle, les conquérants végétaux se lancent, « tous azimuts » à partir de terres peuplées. Leur réussite dépend des moyens du transport (les « blanches caravelles »), et de la nature des éléments vivants dispersés : spores, graines, fruits, fragments divers... qualifiés commodément de « diaspoires ». Celles-ci ne doivent pas seulement résister aux périls du voyage, mais pouvoir assurer la dissémination au sens strict : faire naître un nouveau végétal sur une nouvelle terre n'offrant pas de conditions défavorables. Celles-ci dépendent, non seulement de paramètres écologiques climatiques (températures, pluviosité) et édaphiques (nature physico-chimique du sol), mais aussi de la présence éventuelle d'un tapis végétal concurrent qui peut tout remettre en question, à moins que le colonisateur ne dispose d'armes pour maîtriser la résistance de la population autochtone : éternel problème de la colonisation.

La plupart des espèces végétales, prodigues en organes de dissémination (spores, graines, fragments végétatifs...), paraissent capables de conquérir le monde. Pourtant, cet exploit n'est réalisé, et seulement en partie, que par certaines « pestes végétales » (p. 153) : l'Homme est d'ailleurs pour beaucoup dans leur déplorable réussite. En revanche, l'aire naturelle³ de répartition de la plupart des plantes, communes ou non, varie peu, en dehors des effets de diverses actions humaines (défrichements, cultures, plantations...), ou plus discrètement en réponse à de lentes fluctuations climatiques.

Ainsi, en dépit de leurs innombrables graines microscopiques, aisément disséminables par le vent, la plupart des espèces d'Orchidées de l'Europe tempérée restent peu abondantes, voire rares. Particulièrement remarquable est le cas de la



« Très localisée dans le Queyras, la belle *Astragalus centralpinus* s'est abondamment répandue dans la vallée du Guil sur les terres ravagées par les inondations catastrophiques de 1956.



 **Hammarbya paludosa.** Cette minuscule Orchidée nordique est très rare et légalement protégée en France.



 **Feuilles d'*Hammarbya* portant des bulbilles,** minuscules amas cellulaires qui se détachent et peuvent multiplier la plante.

minuscule *Hammarbya paludosa*. Elle est la seule, au sein de son immense famille (sans doute 30 000 espèces), à disposer d'un moyen exceptionnel de multiplication : ses feuilles libèrent des centaines de bulbilles susceptibles de donner autant d'individus. Pourtant, elle a en France un nombre infime de stations. De petites mares au sein de quelques tourbières à Sphaignes, en pleine lumière, sur des sols très acides, constamment baignés par une eau froide et dépourvue de calcaire, constituent son habitat. Toute graine, ou bulbille, de cette Orchidée, n'a pas la moindre chance de développement si elle parvient sur un substrat ne réunissant pas l'ensemble de ces conditions écologiques. Dans nos contrées, de tels biotopes ne subsistent qu'en quelques très rares secteurs des pays hercyniens (Finistère, Ardenne belge, Vosges) aux seuls endroits où la végétation a échappé aux drainages, plantations résineuses, défrichements, et autres interventions humaines banalisantes : l'extrême rareté de notre Orchidée ne peut donc surprendre, comme en revanche s'explique son abondance en Scandinavie, où les tourbières à Sphaignes occupent des étendues considérables.

Le cas de *Trichomanes speciosum* est un autre exemple, particulièrement démonstratif, du lien étroit existant entre la localisation d'une espèce et les caractères de son biotope. Cette Fougère, n'est connue en France que dans quelques ravins abrités du Pays Basque et sur les parois humides de puits en Bretagne occidentale. Pourtant, des prothalles de ce *Trichomanes* ont été découverts récemment en de nombreuses régions de France et dans une large partie de l'Europe occidentale, jusqu'en République tchèque. Ces observations montrent les étonnantes capacités de dissémination de cette Fougère : malgré sa rareté et sa faible taille, elle livre aux vents de l'Atlantique des millions de spores sur des milliers de kilomètres. Celles-ci peuvent connaître un début de développement, à condition toutefois de parvenir sur un substrat non calcaire, dans un espace abrité à l'atmosphère constamment humide, et sous un éclaircissement réduit. Mais la formation de la Fougère adulte (sporophyte, cf. chap. 2) suppose, en outre, de faibles écarts de température (basse altitude, climat océanique), expliquant son étroite localisation.

Espérer conserver les espèces menacées en interdisant simplement leur destruction est donc illusoire. Pour que les listes de plantes légalement protégées⁴ puissent avoir effet, il faut avant tout assurer la préservation de leurs biotopes, sites où souvent l'utilisation agricole a un coût élevé (cas des tourbières, des pelouses arides...). La directive communautaire « Habitats » du 21 mai 1992 et le réseau des sites « Natura 2000 » proposent la protection des biotopes menacés au sein de l'Union européenne : leur application pourrait encore sauver les restes de notre patrimoine naturel.

Dans la mesure où ils créent des espaces libres, les bouleversements des milieux, qu'ils soient « naturels » ou anthropiques, libèrent des vides où des espèces allochtones peuvent s'implanter.

En revanche, peu d'espèces étrangères réussissent à s'introduire dans les milieux à végétation dense, dits « semi-naturels » car faiblement transformés par l'agriculture (prairies de fauche...) ou par les forestiers (beaucoup de forêts feuillues). La plupart de ces

Les cartes de répartition des végétaux, travail laborieux, précieux bilan

Les limites de l'aire de la plupart des plantes sauvages ne changent guère, sauf sous l'influence des bouleversements anthropiques, qui les font parfois régresser de façon dramatique.

Leurs cartes de répartition « en réseau » ont été réalisées d'abord en Grande-Bretagne, puis en Belgique pour la totalité de la flore, enfin en France pour un nombre important d'espèces (travaux en cours). La réalisation de ces cartes nécessite l'exploration minutieuse du terrain, mais elles sont

d'une extrême importance car elles permettent de constater les régressions éventuelles et le degré de rareté des plantes étudiées. Elles servent alors à dresser des listes des plantes protégées par la loi, et contribuent à délimiter des territoires préservés (réserves naturelles, sites « Natura 2000 » ou à l'information des responsables des communautés administratives (communes, départements, régions...). Elles constituent de précieuses références pour évaluer l'impact des changements climatiques annoncés.



Carte de répartition d'une plante occidentale, la Bruyère ciliée (*Erica ciliaris*), montrant l'existence de stations isolées qui méritent conservation.

biotopes, quand leur flore a pu être suivie durant une période assez longue, ne voient qu'exceptionnellement s'installer durablement quelque étrangère en leur sein⁵. On assiste plutôt, au contraire, au recul des espèces les plus fragiles ou les plus exigeantes à la suite de changements, même subtils, dans la gestion agricole ou forestière.

Beaucoup d'appelés, peu d'élus

Toute plante est capable de donner des milliers (voire des millions) de diaspores (graines, spores, boutures...) : autant de descendants potentiels dont, statistiquement un seul subsistera si l'espèce en cause forme une population stable. Le Lycopode à massue (*Lycopodium clavatum*) reste partout très rare, alors que chaque individu donne en moyenne chaque année 30 millions de spores. Sur 65 000 graines produites en une année par un Pin sylvestre en forêt de Fontainebleau, 42 000 sont dispersées (11 000 ayant été consommées sur l'arbre, d'autres ne sont pas viables). À peine plus de 200 parviennent à germer ; si le terrain environnant n'est pas boisé, plusieurs jeunes arbres peuvent apparaître ; mais, sous le couvert d'une pinède dense, aucun des jeunes Pins ne survit.

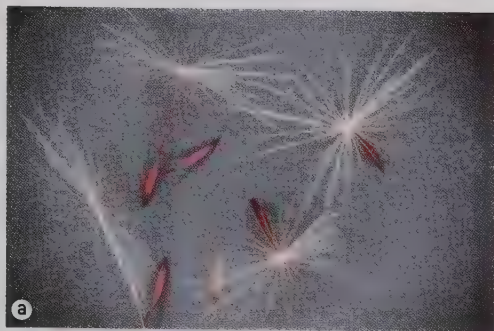
Cette production généreuse, touchant à la prodigalité, est en fait indispensable au maintien de l'espèce, la probabilité de survie d'une jeune plante livrée au hasard étant naturellement infime. Si cette remarque est vraie pour tout le monde vivant, elle ne s'applique aux animaux que dans la mesure où ils abandonnent leur progéniture à son destin. Il n'en est pas de même pour les Vertébrés supérieurs, notamment pour l'Homme dont l'expansion démographique cause de redoutables déséquilibres écologiques, affectant en particulier la végétation..

Cette loterie à un seul gagnant oblige chaque plante à « élaborer une stratégie » (diraient les finalistes) consistant à utiliser des moyens de propagation prodigieux dans l'« espoir » (diraient les mêmes) d'augmenter ses gains. Hors des espèces colonisatrices des espaces vides, nous savons que cet espoir est vain. Il n'en reste pas moins que la variété des moyens de dispersion est infinie, rendant chaque espèce apte à occuper le moindre espace libre. Décrites par de nombreux biologistes (notamment Darwin), les diaspores ont été classées selon l'agent de dispersion en cause, comme si elles étaient construites par le végétal « en vue » d'un mode de transport déterminé.

Il y a là une part d'arbitraire : si les caractères morphologiques d'une semence la rendent particulièrement apte à la dispersion par le vent, l'eau ou un animal, il reste possible que d'autres agents puissent intervenir non moins efficacement dans son transport. Bien des espèces semblent ainsi « jouer sur plusieurs tableaux »...

Parachute, aile volante, catapulte...

Les courants atmosphériques ayant existé avant même l'apparition de la vie, la dispersion des semences par le vent (anémochorie) date sans doute de la naissance des flores continentales. De même qu'il entraîne le sable du Sahara jusqu'à Paris, le vent est capable de transporter des diaspores sur de grandes distances, et à des altitudes considérables, jusqu'à 5 000 m d'après certaines observations. L'akène à parachute du Pissenlit et de nombreuses Astéracées est l'exemple le plus familier de « planeur léger ». Les Linaigrettes des tourbières, les Typha, au nom évocateur de « roseau à quenouille », ont également des akènes « volants ».



Akènes volants de *Picris* [a], *Platan*e [b], *Typha* [c], *Érable* [d], *Pulsatille* [e] ; graines plumeuses d'un *Épilobe* [f].

Parfois le fruit n'est pas dispersé, mais libère des graines longuement velues : celles des Saules ou des Peupliers peuvent simuler des bourrasques de neige. Les fibres du Coton sont de même nature, même si leur longueur résulte de la sélection millénaire du Cotonnier.

Planeurs légers encore plus simples, les spores des Champignons, Mousses et Fougères, constituent une poudre impalpable que le vent peut entraîner à des distances considérables. Il en est de même pour les graines microscopiques de certaines plantes à fleurs, Orobanches (cf. chap. 5) et surtout Orchidées : une capsule centimétrique de *Maxillaria* peut contenir 1,5 million de graines. Encore faut-il que cette poussière vivante soit prise en charge par le vent : produites au ras du sol, les spores de Vesses-de-Loup, des Pézizes ou de moisissures sont violemment expulsées vers le haut, souvent grâce aux variations de l'humidité de l'air (nous en verrons plus loin d'autres effets), parfois sous l'action de la lumière solaire (la moisissure *Pilobolus*). Des diaspores microscopiques émises loin du sol peuvent aussi bénéficier de mécanismes de dispersion très élaborés : les sporanges des Fougères, aux parois fonctionnant comme des raquettes, en sont un exemple classique.

Bien que la distinction avec les précédents soit quelque peu arbitraire, les « planeurs lourds » ont un pouvoir de dispersion plus limité. Les fruits ailés peuvent être simples (samars des Frênes, des Ormes) ou associés par deux (disamars des Érables). Chez le Tilleul, c'est la bractée, unie à l'inflorescence, qui fait office d'aile. Les fruits de nombreuses plantes tropicales présentent des formes convergentes analogues.

Un cas curieux est celui des organismes « rouleurs », poussés par le vent dans les espaces libres ; ainsi parcourent la Puszta hongroise les Panicauts desséchés en dispersant leurs fruits (cf. *Les Chardons du Barragan* de Panaït Istrati). Ces plantes (*Eryngium campestre*) sont d'ailleurs connues chez nous sous le nom de Chardon-Roland, déformation de « roulant ».

Les akènes plumeux des Clématites et des Pulsatilles offrent prise au vent ; ceux de la Graminée *Stypa pennata*, après un trajet aérien plus ou moins long, s'accrochent au moindre obstacle, et les variations d'hygrométrie de l'air permettent leur pénétration dans le sol.

Ces mêmes variations d'humidité provoquent chez de nombreuses espèces de Pins les mouvements des écailles ligneuses de leurs « pommes », libérant les graines ailées emportées

ensuite par le vent. Les vents ont parfois des effets différents, plus localisés. Dressées au sommet de hampes sèches, les capsules mûres des Coquelicots évoquent une salière aux orifices paradoxalement tournés vers le haut. En dépit de cette position, chaque rafale provoque le balancement des tiges élastiques, véritable catapulte, lançant à plusieurs mètres les minuscules graines de la plante. Les capsules des Silènes, également dressées, sont surmontées d'une couronne dentée qui se ferme par temps humide et s'ouvre en période sèche : ces mouvements dispersent les graines. Les spores de nombreuses Mousses bénéficient des mêmes mécanismes, bien que leurs capsules ne soient pas toujours dressées.

Les spores de Prêle sont munies de quatre prolongements filiformes (élatères), également hygroscopiques : pelotonnées par



 La longue arête plumeuse du *Stypa pennata* assure la dispersion de la semence.

temps humide, elles s'écartent brutalement dès qu'elles sont sèches, faisant littéralement danser les spores, alors facilement reprises par le vent.

Navigation aquatique

Le transport par eau («hydrochorie») n'est pas moins fréquent et sans doute encore plus ancien. Il concerne principalement les plantes aquatiques ou amphibies, marines ou d'eau douce, mais aussi certaines espèces terrestres dont les diaspores peuvent être entraînées par le ruissellement au cours des orages. Beaucoup de ces plantes colonisent les marges instables des mers ou des plans d'eau, dont les bancs d'argile, de sable ou de galets offrent des sites d'accueil favorables. Le cas le plus célèbre est celui du Cocotier dont les fruits transportés par les courants marins, échouent, puis germent sur les plages des atolls du Pacifique.

Une gousse flottante de la Légumineuse tropicale *Entada gigas*, venue s'échouer sur les côtes anglaises, est pieusement conservée dans les collections du British Museum. Diverses semences tropicales (sept espèces selon Nelson, y compris des noix de coco) poussées par le Gulf Stream, ont abordé les côtes d'Irlande, sans espoir d'y faire souche, ou peut-être dans l'attente d'un futur réchauffement climatique...



Les fruits du G ranium, des catapultes.



Livr e aux caprices des oc ans, la noix de coco peut franchir des centaines de kilom tres et germer sur une plage accueillante.



Fruits accrochants de Cynoglossa (Boraginacées, à gauche) et d'Aigremoine (Rosacées, à droite).

Dans la plupart des cas, les diaspores ainsi véhiculées sont allégées par la présence de cavités diverses, emplies d'air : enveloppes de fruits des *Carex*, tissus spongieux entourant des graines ou constituant, chez la Lentille d'eau, la totalité de la plante. Des organes végétatifs sont renflés en flotteurs chez la Jacinthe d'eau (*Eichornia crassipes* précédemment citée) et la Macre (*Trapa natans*), dont les fruits (châtaignes d'eau) sont également flottants. D'autres plantes amphibies, comme les

Bidens ont des semences légères revêtues d'un vernis hydrofuge : elles flottent grâce à la pellicule d'air qui les entoure, dans le jeu de la tension superficielle ; elles possèdent aussi des crochets barbelés permettant leur transport éventuel par des animaux.

Véhicules de location : spider ou conduite intérieure

Au retour d'une promenade dans la campagne, il est souvent difficile de débarrasser les vêtements, ou la toison du chien, des semences qui s'y sont accrochées : manifestation du transport animal ou zoochorie. Les diaspores étant à l'extérieur de l'animal, le terme plus précis d'épizoochorie s'impose.

Les plantes « épizoochores » offrent une gamme extraordinairement riche de dispositifs de fixation : poils crochus ou barbelés chez d'innombrables espèces, hameçons des Benoites, véritables harpons de certaines *Stypas*, capables de percer le cuir des moutons. Ceux-ci, lors de leur transhumance, constituent pour nombre d'espèces un mode de transport à grande distance. Depuis longtemps, la flore des « drailles » (parcours des troupeaux entre les plaines du Languedoc et la montagne cévenole) a été décrite par les botanistes montpelliérains. Ceux-ci ont également découvert au Port-Juvénal, proche de Montpellier, lieu de réception et de nettoyage de laines exotiques, de nombreuses espèces adventices dont l'origine est restée longtemps mystérieuse. C'est bien plus tard qu'on découvrit leurs stations indigènes d'Asie, d'Amérique du Sud ou d'Australie.

Parfois les semences, passagers clandestins, sont cachées dans la boue souillant les pattes des animaux... ou les pneus des voitures. Darwin dénombrâ plusieurs dizaines de graines capables de germer recueillies dans l'argile collée aux pattes d'une Perdrix. Déjà évoqué, l'effet des migrations touristiques est comparable.

Transport actif

L'activité disséminatrice de certains animaux simule presque celle de l'Homme. Sont concernées les plantes dont les graines présentent des excroissances charnues (arilles) consommées par les animaux, qui transportent ces semences sans pour autant les avaler. Ainsi, les Violettes ont des arilles riches en lipides ; les Fourmis, qui en sont friandes, les consomment au cours de leurs déplacements erratiques, abandonnant la graine, devenue sans attrait, après quelques dizaines de mètres. D'autres Fourmis, au contraire, la sèment dans leurs « jardins suspendus » des forêts amazoniennes (cf. chap. suivant).

Les grosses graines⁶ du Pin cembro, résineux croissant dans les Alpes jusqu'à 2 400 m d'altitude, sont incluses dans une « pomme de Pin » brun-violet, aux écailles tendres, presque charnues ; contrairement à celles des autres espèces de Pins, elles ne s'écartent pas. Tombant au pied des arbres, ces cônes ne sont presque jamais intacts, mais réduits à leur squelette sous l'effet du bec puissant d'un Oiseau, le Casse-noix moucheté qui en a extirpé les graines dont il est friand. S'il en consomme une partie, il en fait des réserves pour l'hiver, rude à ces hautes altitudes ; il les enfouit à des endroits bien repérables : souches pourrissantes, crêtes rocheuses... Un seul Casse-noix peut dissimuler entre 25 000 et 100 000 graines, qu'il ne consomme pas en totalité, au moins les années d'abondance. Les graines restantes sont à l'origine de la régénération naturelle de la cembraie, forêt qui semble ainsi être littéralement en symbiose avec le Casse-noix.

En milieu aquatique, les Poissons herbivores laissent échapper des fragments de la plante qu'ils sont en train de brouter : ces fragments se dispersent et ne tardent pas à



 **Ce Pin cembro**, en situation périlleuse au sommet de ce rocher, s'est développé à partir des graines mises en réserve par le Casse-noix moucheté, pour sa consommation hivernale, dans un endroit peu enneigé ! [Belvédère du Viso, Hautes-Alpes.]



 Dans les dunes de la Manche en cours de boisement, une haie riche en fruits charnus (noirs : Troène ; rouges : Viorne obier, cynorrhodons d'Églantiers), véritable verger pour les Oiseaux.

reprendre leur croissance. De même, dans une grande partie de l'Amérique tropicale, des Oiseaux édifient leurs nids avec des pousses de *Tillandsia usneoides*, Broméliacée épiphyte reviviscente à l'étonnante frugalité qui trouve toute sa nourriture dans l'air. Les fragments de *Tillandsia*, ainsi rassemblés, se développent autour des nids.

Les baies visqueuses du Gui sont mûres en hiver, ce qui attire les oiseaux en quête de nourriture. Les Grives, en particulier la Grive draine (*Turdus viscivorus*) en sont friandes et sont les principaux agents disséminateurs du Gui. Les graines enourées de viscine, substance collante, sont éliminées avec les fientes de l'oiseau et se développeront si elles sont disposées sur une branche favorable. Les Mésanges participent aussi à cette dissémination, mais ces dernières se débarrassent des graines collantes en frottant leur bec contre les branches, généralement sur le même arbre⁷.

Cet autre moyen de dissémination interne par les animaux est très fréquent. L'un de nous a vu naître dans son jardin proche de Paris, sous un Marronnier fréquenté par les Oiseaux, d'innombrables jeunes sujets de Mahonia, de Cotoneaster, de Laurier, de Micocoulier... observation, que chacun peut faire. Toutes ces plantes ont en commun d'avoir des fruits charnus dont les couleurs brillantes constituent un véritable « signal » pour les frugivores. Au cours de leur transit dans le tube digestif, toutes les graines ingérées ne sont pas digérées et restent vivantes. Les Oiseaux frugivores migrateurs sont ainsi capables de faire parcourir des centaines de kilomètres aux semences qu'ils transportent : certains sont victimes de Rapaces, qui deviennent à leur insu transporteurs de graines.

On a pu montrer que l'attaque des enveloppes dures des graines par les ferments digestifs ou les Bactéries intestinales de l'Oiseau favorisent grandement la germination de ces semences. La graine étant déposée avec la fiente, la jeune plante dispose ainsi

d'une dose d'engrais dont elle tire le meilleur profit. Certains milieux – lisières forestières, bords des eaux, dunes embroussaillées – sont des sites à la fois favorisés pour les plantes à fruits charnus et pour les Oiseaux qui s'en nourrissent, assurant leur reproduction sur place. Qui du végétal ou de l'Oiseau, est apparu le premier? Nous retrouvons l'éternel problème de la poule et de l'œuf...

Avec les Oiseaux interviennent d'autres disséminateurs endozoochores, notamment les Mammifères frugivores (Renards, Roussettes, Singes, Éléphants...). Au Sahel, seules germent les graines d'Acacia déposées au sein des bouses des Dromadaires. Les Chimpanzés des monts Nimba (Guinée) favorisent de la même façon le Palmier à huile (*Elaeis guineensis*) dont ils consomment les fruits. Paradoxalement, certains de ces fruits sont redoutablement toxiques pour l'Homme et divers animaux, mais inoffensifs pour les frugivores possédant des enzymes digestives capables de détruire ces poisons. La plante semble ainsi « choisir » son animal-vecteur.

Bombes, fusées, béquilles, mères abusives...

Certains végétaux, dits autochores, prennent en charge la dispersion de leurs semences. Par les chaudes journées d'été, ne dirait-on pas les crépitements d'un incendie au sein des peuplements des Genêts à balais? Ils sont provoqués par la brusque ouverture des gousses, dont les valves projettent les graines en se tordant en hélice par suite de la structure entrecroisée des fibres de leurs parois. Les fruits des Balsamines, ceux de la Cardamine hirsute éclatent au moindre choc. Chez l'Euphorbiacée africaine *Hura crepitans*, il s'agit de véritables bombes capables de projeter leurs graines jusqu'à 25 m : on les présente en collection dans une armature métallique car la projection brutale de leurs semences volumineuses peut briser une vitre.

Dans les terrains incultes du Midi, le fruit de l'*Ecballium*, « cornichon à réaction », bondit comme une fusée en expulsant à 1 m son contenu visqueux. Le minuscule Gui du Genévrier (*Arceuthobium oxycedri*, voir p. 168) projette jusqu'à plus de 15 m, à la vitesse de 100 km/h, ses graines collantes, à la façon du noyau de Cerise que les enfants lancent en le serrant entre leurs doigts.

Un autre jeu enfantin consistait autrefois à introduire un épi d'Orge des rats (*Hordeum murinum*) entre le poignet et la manche d'un vêtement et à le voir grimper jusqu'à l'épaule à la faveur du moindre mouvement. Ce jeu est depuis longtemps détrôné par d'autres, mais il fait comprendre comment certaines diaspores (celles d'Avoines sauvages, du Trèfle étoilé...) munies de prolongements souples simulant des béquilles, se déplacent sur le sol en une sorte de reptation. Capables ainsi de mouvements autonomes, elles ne peuvent cependant parcourir que de faibles distances, leur chemin étant presque toujours hérissé d'obstacles.

Plusieurs plantes enfin – l'Arachide, la Cymbalaire, la Crucifère endémique corse *Morisia hypogaea*, le Trèfle « enterreur »... – se chargent elles-mêmes de l'avenir de leur descendance. Mais, telles les mères abusives, elles ne l'incitent guère à s'éloigner : le pédoncule de leur fruit à maturation se courbe simplement vers le bas et enfonce les semences dans le substrat. L'Hépatique à trois lobes amorce ce processus en se bornant à poser ses fruits sur le sol. Dans les régions arides, de nombreuses plantes



Au moment où ils se détachent, les fruits de la Cucurbitacée *Ecballium elaterium* projettent à plusieurs mètres une gerbe de graines enrobées dans un liquide gluant.



Ces minuscules rameaux verts sur les branches du Genévrier oxycèdre appartiennent à un parasite comparable au Gui: l'*Arceuthobium oxycedri*.

fleurissent à ras de terre; si leurs fructifications sont recouvertes par du sable, la germination aura lieu sur place... une fois la pluie venue.

Perfection technique et efficacité

Les moyens de dissémination les plus élaborés devraient conférer aux végétaux qui les possèdent une suprématie par rapport à ceux dont l'équipement à cet égard est resté rudimentaire. En fait, cette corrélation n'est pas évidente: les espèces de Chênes principalement barochores, constituent les essences dominantes de nombreuses forêts du monde. La Clématite commune (*Clematis vitalba*) est envahissante chez nous, alors que la Pulsatille (*Pulsatilla vulgaris*) également équipée d'akènes plumeux, y est souvent beaucoup plus rare.

En dépit de la perfection de ses moyens de dispersion, *Stypa pennata*, précédemment citée, est limitée aux environs de Paris à un nombre infime de stations (quelques corniches rocheuses calcaires restées intactes car d'accès difficile) avec très peu d'individus, nombre sans doute pratiquement invariable depuis un siècle. Si elle est abondante sur les rocaillies sèches périméditerranéennes, elle ne l'est pas plus que beaucoup d'autres plantes moins bien équipées.

Les mécanismes «sophistiqués» de dispersion ne jouent que peu, en fait, au sein d'un peuplement végétal en équilibre; ils permettent en revanche aux espèces

colonisatrices de saisir toute opportunité, et rendent compte du prodigieux pouvoir de conquête des végétaux.

Cependant, seules peuvent s'implanter les diaspores qui survivent au voyage. La possession de spores ou de graines résistant aux agressions physicochimiques grâce à leurs téguments, insensibles à la sécheresse car elles sont déjà déshydratées, autorise de longs trajets aériens des anémochores et des épizoochores. Mais leur richesse en substances nutritives les expose aux attaques de nombreux consommateurs de végétaux.

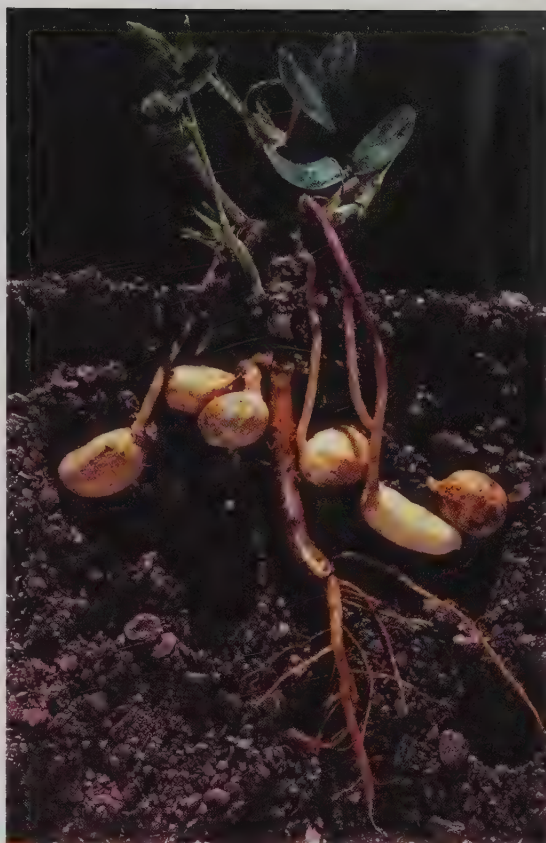
L'accueil des «immigrants»

Restée au voisinage de la plante-mère ou après un voyage au long cours, la diaspore doit s'immobiliser le temps pour la graine de trouver les conditions nécessaires à sa germination et à l'accomplissement des premiers stades du développement de la jeune plante. Nous avons assisté à l'enfouissement de certaines diaspores. D'autres, les graines de Plantain par exemple, enveloppées d'un mucilage hydrophile, se collent littéralement sur le substrat. Les planeurs légers sont capables d'abandonner leur parachute (malheur à ceux qui restent accrochés loin du sol!).

Il faut, enfin, revenir à la seconde condition du succès de la colonisation végétale : le milieu ne doit pas être hostile, aussi bien par son climat, par son sol et par l'éventuelle présence d'un tapis végétal concurrent. Or, les paramètres écologiques du site d'arrivée sont loin d'être constants, notamment par suite des variations saisonnières de la température, de la teneur en eau du sol et de l'état de développement de la végétation préexistante.. La réussite dépend donc de l'exploitation du milieu au moment favorable. Certains évoquent à cet égard «une stratégie», mais nous savons ce que ce terme signifie.

À cet égard, les plantes aquatiques, disséminées au sein du milieu liquide, bénéficient d'un avantage immédiat, ce qui explique leur rapide développement, si les autres conditions (température, ions nutritifs abondants) sont favorables. La prolifération estivale des «fleurs d'eau» (Algues vertes et Cyanobactéries) dans les lacs eutrophes, engendre souvent des déséquilibres catastrophiques.

En milieu sec, graines et spores doivent attendre la pluie. Certaines, dont le pouvoir germinatif est particulièrement bref, ne peuvent patienter longtemps : ainsi les semences d'Orme ou des graines de Caféier ne survivent que quelques semaines. Beaucoup ont



 **L'Arachide (*Arachis hypogaea*)** n'est pas la seule plante à enterrer ses fruits à maturité : on n'est jamais si bien servi que par soi-même.

L'eutrophisation des eaux

Le déversement excessif d'eaux polluées d'origine urbaine et/ou agricole, riches en phosphates (lessives) et/ou en nitrates (engrais, stations d'épuration) provoque le développement explosif d'Algues vertes ou bleues. Elles envahissent les eaux et provoquent, par leur prolifération et leur décomposition ultérieure, l'asphyxie du milieu et la disparition de la plupart des autres espèces vivantes (plantes aquatiques, plancton animal, Crustacés, Poissons...). Ce phénomène, qualifié «d'eutrophisa-

tion» a provoqué la mort biologique de certains lacs européens et américains, parfois très vastes, et menace la plupart d'entre eux. Les eaux marines côtières peuvent être aussi affectées : plages et élevages de coquillages sont de plus en plus victimes de «marées vertes» (Ulves et Entéromorphes) et «rouges» (Dinophycées toxiques) (voir p. 272). La lutte contre l'eutrophisation est très difficile quand le phénomène est installé ; la prévention, pour le contrôle de la qualité des eaux, doit être précoce.

Les innombrables glands produits par le Chêne sont lourds et dépourvus de tout moyen de propagation. Bien sûr, Écureuils et Geais qui en consomment quelques-uns, les disséminent fortuitement : ils les perdent en route ou les dissimulent dans le sol. Mais la plupart des glands tombent au pied de l'arbre, par le simple jeu de la pesanteur : c'est la « barochorie », observable chez de nombreux arbres des forêts denses tropicales. De jeunes sujets produits de diverses façons par les plantes dites « vivi-

pires », capables de se développer immédiatement, mais dépourvus de moyens de dispersion, se comportent de même. Ainsi les *Rhizophora*, arbres de la mangrove, libèrent de lourdes plantules encore enfermées dans leurs fruits qui se fichent dans la vase comme des harpons et se développent sur place. Quelques-unes seulement de ces semences (celles qui sont « mal tombées » ?) sont entraînées par les courants marins et rejoignent ainsi la cohorte des hydrochores.

cependant une longévité de plusieurs décennies, voire de siècles. Vienne une courte pluie déclenchant les germinations : elle fait naître des jeunes plantes particulièrement fragiles, dont une nouvelle période de sécheresse entraîne à coup sûr la perte. Le génie végétal parvient cependant à triompher des incertitudes de la météorologie. Dans la plupart des cas, la graine ne cède pas aux sollicitations de la première ondée. Elle reste inerte, « dormante » ou « inhibée » un temps plus ou moins long et souvent variable pour des graines de même âge. L'enveloppe de certaines « graines dures » ne laisse pénétrer l'eau qu'après avoir été attaquée dans le sol par des Champignons ou des Bactéries ; en raison du caractère aléatoire de cette action, et de l'inégale épaisseur des téguments, la germination est étagée dans le temps.

D'autres facteurs peuvent interférer avec les précédents et empêcher toute levée intempestive ou risquée. De nombreuses graines exigent une période de froid ou de sécheresse avant d'être aptes à germer. Certaines ne le font qu'à l'obscurité (elles doivent être alors enfouies dans le sol), d'autres exigent la lumière. Ce dernier cas concerne de nombreuses « mauvaises herbes » dont le labour déclenche la levée, ou des plantes de coupe forestière comme la Digitale, évoquées précédemment.

Dans les régions désertiques, ou quand les sols très filtrants s'assèchent rapidement, seules triomphent les plantes aptes à développer en quelques semaines, voire en quelques jours, un abondant chevelu de racines : la Canche blanchâtre (*Corynephorus canescens*), des sables arides, le Crithme des rochers maritimes, en sont des exemples familiers.

Plantes perchées

En atmosphère humide, il existe des plantes se plaisant dans des stations où l'alimentation en eau semble aléatoire, voire impossible, les précipitations s'écoulant immédiatement. C'est le cas des rochers, et surtout des écorces ou branches des arbres, colonisées par Lichens et Mousses grâce à leur reviviscence. En milieu tropical, d'autres plantes, Fougères ou plantes à fleurs, vivent également en épiphytes. Nombre d'Orchidées ont adopté ce mode de vie : elles possèdent des racines aériennes dont les assises cellulaires périphériques, mortes, jouent le rôle d'une éponge, absorbant l'humidité de l'air et/ou l'eau ruisselante, et assurent ainsi l'alimentation de la plante. La famille américaine des Broméliacées (*Ananas*, *Bilbergia*, *Tillandsia*...) a mis au point un dispositif « ingénieux » capable d'absorber de l'eau en période humide tout en limitant la dessiccation durant la sécheresse. Il se manifeste par un revêtement blanchâtre couvrant les feuilles, dont l'examen au microscope

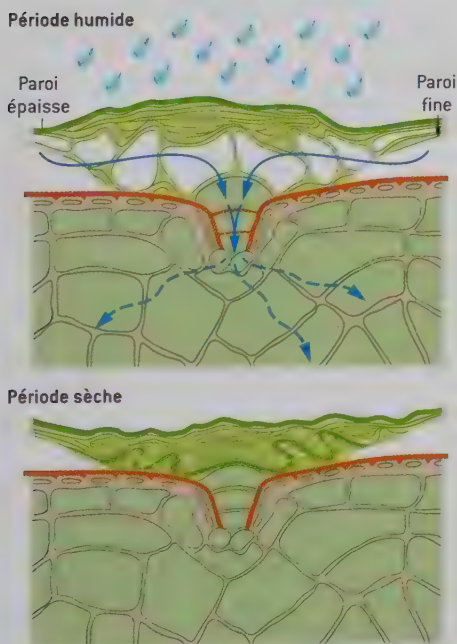
permet de découvrir le secret: il s'agit d'écailles portées par un pied fiché dans l'épiderme. En période humide, l'ensemble est turgescent car imbibé d'eau; celle-ci est alors absorbée par les cellules du pied, à parois minces. En période sèche, le pied se rétracte et l'écaille se plaque sur l'épiderme, rendant impossible toute perte d'eau.

On comprend que *Tillandsia usneoides* puisse, en Floride, vivre sans racines et sans contact avec le sol, accrochée aux arbres et même aux lignes téléphoniques, l'eau et les ions minéraux étant fournis par l'atmosphère. Des espèces voisines, proposées par les fleuristes, peuvent être accrochées dans votre salon (mieux, dans votre salle de bains) et ne nécessitent pour survivre que quelques ablutions régulières.

Ainsi, des milieux aquatiques aux déserts les plus arides, des espaces glacés aux touffes tropicales, le monde végétal dispose d'innombrables moyens de conquête.



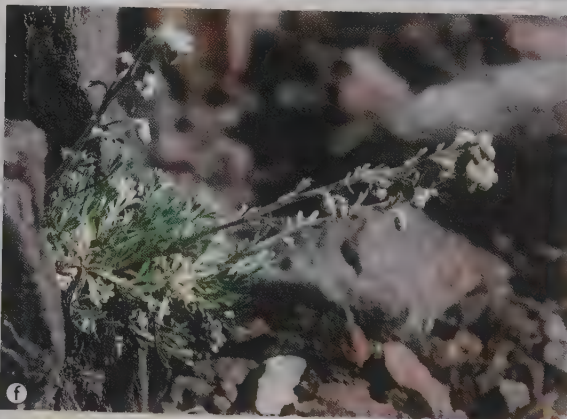
Sous le climat chaud et pluvieux du sud de la Réunion, le tronc de ce Jacquier [*Artocarpus heterophyllus*, Moracée] s'est couvert d'épiphytes : *Angraecum* sp. [Orchidées] fleurie et diverses Fougères.



Écailles absorbantes des Broméliacées: au contact de l'eau, elles se dilatent et permettent l'absorption par les feuilles.



Grâce à son revêtement d'écailles argentées, ce *Tillandsia pruinosa* [Broméliacées], épiphyte, peut supporter d'assez longues périodes de sécheresse.



Dans les milieux difficiles par leur climat ou leur sol, des végétaux de familles très diverses sont couverts d'un dense revêtement laineux. Ainsi:

– au sein des dunes maritimes, ce revêtement les protège du vent desséchant et de la percussion par les grains de sable: cas de la Luzerne maritime (*Medicago marina* **a**), du Diotis (*Otanthus maritimus* **b**) ou de la Giroflée des dunes (*Mathiola sinuata* **c**). [Littoral atlantique français.]

– en haute montagne, cas de l'Edelweis (*Leontopodium alpinum* **d**) et des divers Gênépis (*Artemisia glacialis* **e**, *A. laxa* **f**, *A. genepi* **g**).

9 La lutte pour la vie : s'adapter ou périr

Les facteurs défavorables à la survie des plantes ne sont pas seulement de nature climatique ou édaphique. Outre leurs multiples relations, souvent conflictuelles, avec la faune, la lutte entre végétaux n'est pas moins intense. Ceux qui occupent un même espace se gênent mutuellement et sont en compétition pour l'utilisation de leurs sources de vie. Ainsi, très peu d'espèces chlorophylliennes subsistent à l'ombre des hêtraies denses sur les plateaux calcaires secs de la région parisienne : le couvert arrête la plus grande partie de la lumière, mais l'épaisse litière de feuilles mortes qui couvre le sol, les importants prélèvements d'eau et d'ions par les racines des arbres (et/ou leurs mycorhizes), ne leur laissent que peu de chances. Seules subsistent les plantes dont l'organisation permet leur résistance à ces contraintes. Dire qu'elles sont adaptées à ce milieu, et plus généralement à tout biotope, c'est simplement constater que les espèces en place ne pourraient y être présentes si elles n'en acceptaient pas les conditions : éclaircissement et température (et leurs variations saisonnières), teneur du sol en eau et en ions nutritifs, pH du substrat... En milieu aquatique peut s'ajouter un autre facteur limitant, la teneur en CO_2 .

Se faire une place au soleil

La coexistence, en un lieu donné, de nombreux individus de plantes tolérant les mêmes conditions écologiques implique



Laurisylve à Tenerife. Forêt constituée d'arbres à feuilles larges, persistantes, coriaces, se développant dans les brouillards enveloppant la côte septentrionale de l'île. De nombreux épiphytes et Fougères (ici : *Woodwardia radicans*) témoignent de ces conditions particulières.

entre eux une compétition : compétition **interspécifique** si plusieurs espèces coexistent, **intraspécifique** pour des sujets de même espèce. Dans ce dernier cas, la lutte est particulièrement sévère entre individus de même âge, car ils occupent de la même façon à la fois l'espace aérien et le sol, où leurs appareils racinaires prélèvent avec la même efficacité l'eau et les ions, aux quantités disponibles forcément limitées.

Comparons, par exemple, des parcelles de hêtraies en régénération après une coupe, à différents stades de leur croissance. Suite à une fructification abondante des « semenciers », arbres conservés lors de la coupe, on peut dénombrer près d'un million de jeunes plants par hectare. Après une dizaine d'années, il subsiste des centaines de milliers de jeunes sujets, formant un « fourré » impénétrable. Dix ans plus tard, les arbres ont grandi ; ils constituent un « gaulis », terme évoquant le diamètre de leurs tiges entre lesquelles on peut maintenant se glisser, malgré l'obstacle de rameaux morts : ces jeunes arbres sont nettement moins nombreux, et ils le seront encore moins suite à l'intervention raisonnée du forestier. Celui-ci aide la sélection naturelle par des coupes d'éclaircie où il élimine les sujets malvenants ou parasités, conservant les plus droits ou les plus robustes dont il favorise la croissance. À ce stade (« perchis ») les éclaircies sont pratiquées en fonction des propriétés recherchées pour le bois, qui dépendent de la densité du peuplement adulte, variable, autour de deux cents arbres par hectare¹.

L'observation du peuplement des « réserves intégrales » en forêt de Fontainebleau montre qu'une dynamique analogue se fait en l'absence de toute intervention humaine. Si un arbre grandit moins vite que ses voisins, en raison de ses particularités génétiques ou d'un sol ponc-



 **Dans la hêtraie**, à l'ombre épaisse des frondaisons, tapis végétal discret et absence de régénération. Au fond, à la faveur d'une clairière, de jeunes Hêtres se pressent en un dense fourré (Ardenne belge).

Le « combat fratricide » des Bouleaux

« [...] nous avons voulu traverser la boulassière, et nous y avons rencontré, avec la rudesse des combats, l'injustice des défaites et la misère des longues agonies. Ils étaient trop nombreux, et tous ne pouvaient vivre. Tous, pourtant, s'étaient haussés vers l'air et la lumière, d'un même élan, avec le même patient courage. Mais quelques-uns, insensiblement distancés de l'épaisseur d'une feuille ou d'un bourgeon, tout aussitôt avaient été perdus. Quels que pussent être désormais leurs efforts, leur ténacité farouche, jamais plus ils n'accéderaient à l'espace libre et à la vie.

En vain, à chaque renouveau, leur sève appuyait-elle à la pointe de leurs branches : déjà la foule de leurs frères les dominait, les étouffait avec indifférence ; toute la lumière était pour ces forts, et la fraîcheur des pluies, et l'air où respirent les feuilles. Eux s'obstinaient, s'étiraient désespérément ; leurs fûts trop grêles fléchissaient peu à peu, leur ramure renonçait fibre à fibre et leurs feuilles s'étiolaient, asphyxiées, et rongées par les Rhynchites bleus. Et bientôt sur leur bois pourrissant, les Polypores allongeraient leurs langues noires. L'un après l'autre, ils ont abandonné, ceux-ci achevant leur chute et reçus par la terre maternelle, ceux-là, restés



☛ **L'ombre légère des Bouleaux** permet le développement d'un dense tapis de Molinie (*Molinia caerulea*), parsemé de quelques Callunes, sur un sol tourbeux.

presque debout, retenus par les arbres vivants et dressant leurs cadavres en affalements raidis. Et nous savions, sans doute, cette dure et sereine loi du monde qui condamne les souffreteux. Mais elle apparaissait ici, parmi cette grâce tendre et légère, avec tant de brutale rigueur que notre cœur se serrait d'une tristesse révoltée, que nous avions besoin, en ce moment, pour cette seule fois, qu'elle s'humanisât pour les arbres, qu'elle trahît une pitié, un oubli [...]».

Maurice Genevoix, *Forêt voisine*, Flammarion, 1952.

tuellement moins favorable, il sera tôt ou tard privé d'une certaine quantité de lumière ; sa croissance et son alimentation minérale perturbées finissent par le conduire à la mort.

Dans ces conditions, qui survit ? Le plus fort, le plus compétitif qui, grâce à la croissance plus rapide de ses racines et de ses rameaux, finit par éliminer ses voisins, ne laissant que le nombre de survivants compatible avec les ressources du milieu. L'action du forestier se fonde sur les lois de la compétition naturelle. Elle conduit, au sein d'une population (ensemble d'individus de même espèce) à sélectionner les sujets les mieux « adaptés » aux conditions du milieu.

Un Hêtre, par exemple, a subi cette vie en groupe. Lors de sa croissance, ses basses branches se sont étiolées, puis sont mortes, l'éclaircissement latéral étant insuffisant pour assurer leur bilan nutritif. Chaque individu présente une couronne étroite, en cône renversé : c'est le « port forestier », résultat de la course vers le haut entre voisins de mêmes exigences. À l'opposé, on qualifie de « champêtre » le port de l'arbre de même espèce ayant grandi isolé et ayant pu largement étaler ses branches latérales.

Ces deux types d'architectures déterminées par l'action inégale des facteurs climatiques (ici la lumière) sur des individus de même espèce, illustrent les grandes capacités



Comparez le port de ces Hêtres : a. Ils ont poussé en futaie dense, leur tronc est élancé, les branches se dressent vers le ciel (port forestier). [Forêt de Compiègne, Oise.] b. Le tronc court et les branches étalées témoignent de la vie isolée de cet arbre, le taillis voisin, de faible hauteur, est plus récent. [Rosny-sur-Seine, Yvelines.]

d'accommodation et de morphogenèse des essences forestières ; en réalité, la plupart des végétaux présentent cette même « plasticité ».

Notons enfin que, dans une population d'arbres, les exigences en lumière ne sont pas les mêmes entre sujets d'âges différents. Dans la plupart des cas, les adultes en groupe créent une ombre si forte que leurs propres rejetons ne disposent pas d'assez de lumière pour survivre. Seule la mort naturelle des sujets âgés, ou les « coupes d'ensemencement » du forestier, précédemment évoquées, permettent la poussée d'une nouvelle génération d'arbres de même espèce.

L'occultation de la lumière sous forêt

En fonction de l'essence forestière dominante, du mode de traitement et de la densité du peuplement, la lumière au sol est plus ou moins diminuée par rapport à celle qui atteint les cimes. Voici quelques valeurs de cette occultation (% de lumière parvenant au sol) dans quelques forêts de nos régions².

Bouleau verruqueux	25%
Chêne pédonculé	11%
Pin sylvestre	9 à 11%
Hêtre	1,8%
Épicéa	1%

Le cas d'un mélange d'essences, aux exigences différentes vis-à-vis de la lumière mais aussi pour d'autres paramètres écologiques, doit également être envisagé. En effet, si chaque espèce, considérée seule, tolère des conditions écologiques plus ou moins variables, les peuplements végétaux réunissent presque toujours des espèces différentes, certaines d'entre elles se livrant alors à une compétition tout aussi féroce.

La lutte entre espèces : bons et mauvais voisins

Il est rare qu'une forêt soit peuplée d'une seule espèce arborescente. Le plus souvent, plusieurs essences se partagent la canopée (elles sont particulièrement nombreuses dans les forêts tropicales) et vivent de concert avec de nombreux végétaux du sous-bois. Il en est d'ailleurs de même dans la plupart des groupements végétaux, forestiers ou non. Les interactions entre les participants de ces écosystèmes sont alors de nature très variée.

Dans les forêts s'observent souvent des substitutions d'espèces dues à la compétition interspécifique entre des essences inégalement exigeantes en lumière. Ainsi, les jeunes Hêtres sont capables de croître sous l'éclairement que laisse passer la couronne des Chênes, éclairement insuffisant pour permettre la régénération de la chênaie : celle-ci doit donc, en principe, faire place à la hêtraie, sous laquelle l'ombre est encore plus dense.

Il faudra cependant que d'autres paramètres (notamment une pluviosité insuffisante) ne soient pas défavorables à l'essence de substitution. En effet, le Hêtre ne tolère pas une faible humidité atmosphérique³, paramètre écologique qui dépend du climat régional. En sous-étage de la chênaie, l'hygrométrie plus forte du microclimat forestier est généralement favorable aux jeunes plants. Cette circonstance explique que le Hêtre soit, pour cette raison qualifié d'« essence d'ombre » car il *tolère* une certaine atténuation de la lumière tout en *exigeant* une humidité atmosphérique assez forte qu'il trouve naturellement... à l'ombre.

Des plantes herbacées, capables d'envahir rapidement le sous-bois par multiplication végétative, peuvent intervenir dans la compétition, notamment en interdisant la régénération forestière. C'est le cas de Graminées comme *Calamagrostis epigeios* ou la Molinie (voir p. 152) : l'entrelacs dense de leurs feuilles retient les semences au-dessus du sol. Ces plantes captent en outre l'eau et les ions ; la Fougère-aigle



La lumière qui parvient au sol sous la haute futaie de Chênes permet la croissance d'un jeune peuplement de Hêtres. (Forêt de Marly, Yvelines.)

Des couleurs pour descendre plus bas

La lumière du soleil comporte toutes les couleurs de l'arc-en-ciel. Seules les radiations rouges et bleues sont captées efficacement par la chlorophylle.

Certains végétaux ont développé des structures étonnantes qui favorisent la réception de la lumière. Ainsi la Mousse *Schistostega pennata*, qui pousse en montagne dans des lieux sombres tels que des fissures de rochers, possède des cellules pourvues de sortes de loupes qui concentrent la lumière sur le fond cellulaire où se trouvent les chloroplastes. Ces loupes sont formées par des différenciations de la paroi cellulaire.

Certaines « plantes-cailloux » des régions désertiques de l'Afrique australe vivent presque entièrement enfouies dans le

sable. Elles reçoivent la lumière grâce à d'ingénieux systèmes de lentilles et de fibres optiques.

Lorsque la lumière solaire pénètre dans l'eau, son intensité s'affaiblit rapidement et sa qualité se modifie en raison de l'absorption progressive du rouge, puis du bleu. Pourtant des Algues vivent à des profondeurs où l'énergie lumineuse est très faible : elles possèdent d'autres pigments, en plus de la chlorophylle, qui leur permettent d'utiliser presque toutes les radiations reçues. Ce sont les Algues rouges qui atteignent le niveau le plus bas ou qui vivent plus près de la surface dans des conditions de très faible luminosité comme les fissures, les grottes sous-marines ou sous le couvert d'autres algues.

occulte de plus la lumière au sol, mais la poussée tardive de ses frondes permet son association avec des plantes printanières.

Les plantes herbacées en peuplements denses peuvent être amenées à céder la place à des végétaux apparemment moins compétitifs. Dans les pelouses naturelles colonisant les sols secs et ensoleillés, surtout calcaires, se remarquent des zones occupées presque exclusivement par l'Épervière piloselle. Les colonies de cette Astéracée forment à ras du sol des sortes de cuvettes cernées de plantes beaucoup plus vigoureuses qui semblent devoir la faire disparaître. Or, au contraire notre Piloselle occupe solidement le terrain grâce à des stolons rampants formant de nouvelles rosettes de feuilles ; entre celles-ci, le sol reste nu, comme si leur voisinage empêchait l'installation d'une autre plante. Lucien Guyot a montré expérimentalement que de l'eau où ont macéré des racines de Piloselle réduit ou empêche la germination et la croissance de plusieurs végétaux, notamment le Lin. La Piloselle inhibe même ses propres germinations.

La sécrétion de substances toxiques d'action analogue (*télétoxie*, mot impliquant une action à distance) se manifeste chez de nombreux végétaux. La culture du Sarrasin (ou Blé noir) – plante de la même famille (Polygonacées) que la Rhubarbe ou l'Oseille – est considérée par les agriculteurs comme « propre » en raison de son action néfaste sur les mauvaises herbes.

L'émission de substances toxiques peut être plus complexe et renforcer l'action des facteurs climatiques. Ainsi, peu de végétaux vivent à l'ombre des Noyers. Cela pourrait être dû au manque de lumière ou à la compétition pour l'eau. En fait, une substance sécrétée par les feuilles parvient au sol lors de leur chute, ou quand elles ont été lessivées par les pluies. Cette substance, transformée par la « microflore » du sol (Bactéries et Champignons), se transforme en *juglone*, nocive pour de nombreuses germinations.

Démontrer la réalité de la télétoxie n'est pas chose aisée, car il existe dans le sol des milliers de composés chimiques pouvant interagir entre eux ou être transformés par la microflore. Un composé chimique, actif dans un tube à essais, ne l'est pas forcément dans le sol. Les excréments spécifiques de certains végétaux semblent leur être favorables puisqu'elles éliminent ainsi des concurrents potentiels. Il peut cependant y avoir un revers de la médaille, des parasites étant souvent attirés ou favorisés par les sécrétions de leur hôte (cf. chap. 4, l'utilisation de cette action dans la lutte biologique).

L'autotoxicité elle-même peut être utile : elle constituerait une prévention contre la mauvaise croissance d'une plante à l'endroit même où un individu de la même espèce s'est antérieurement développé et a ainsi épuisé le sol en divers éléments nutritifs indispensables.

Le génie des opportunistes : occuper la place au bon moment

Certaines plantes profitent des rythmes saisonniers pour éluder la compétition pour la lumière. Dans les plaines d'Europe, les sous-bois de Charmes ou de Hêtres se parent au printemps des floraisons spectaculaires de plantes « vernaies ». Elles ne disposent que d'une brève période favorable, de quelques semaines, entre le froid de l'hiver et le début de la feuillaison des arbres. Le développement rapide de ces végétaux est permis par la mobilisation et la combustion respiratoire de substances accumulées (surtout des glucides) lors de phases antérieures de photosynthèse. Après leur fructification, leurs organes aériens dispa-

raissent très vite, mais elles ont pu accumuler dans leurs rhizomes, tubercules ou bulbes, les glucides et protéines nécessaires à leur soudaine apparition et à leur croissance rapide aux premières douceurs du prochain printemps. Ces végétaux, invisibles une grande partie de l'année, mais qui restent vivants dans le sol, sont des « géophytes » (littéralement « plantes du sol »).

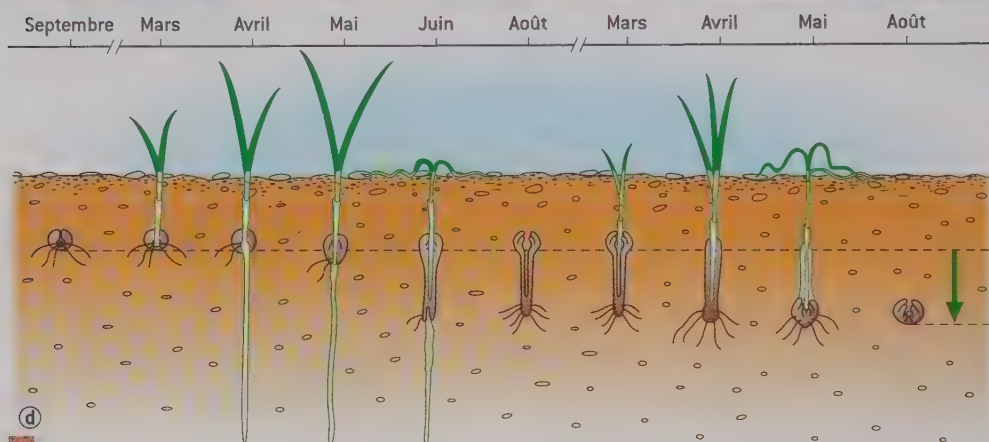
C'est en effet dans le sol, éventuellement couvert de neige ou d'un matelas de feuilles mortes, où les températures hivernales s'abaissent moins et restent plus stables que dans l'air, que la Nature « prépare en secret le printemps » : bien avant lui, la croissance reprend dans le secret des rhizomes et des bulbes. Dès septembre, ceux de la Jacinthe des bois poussent leurs racines, et dans leur bourgeon terminal la hampe florale, déjà formée, commence lentement à s'étirer vers le haut. Les réserves glucidiques accumulées précédemment fournissent l'énergie nécessaire à ces transformations et à la croissance rapide de la plante qui, dès la fin de l'hiver, est prête à faire jaillir ses fleurs et ses feuilles vers la lumière. Mais il lui faut « penser » déjà à l'année suivante, donc reconstituer les réserves grâce à une photosynthèse active avant



Avant la feuillaison, les plantes du sous-bois (ici, la Jacinthe des bois) se hâtent de fleurir (forêt de Retz, Aisne).



Détail de la strate herbacée d'une chênaie-charmaie à sol calcaire, début avril, dans le Valois. Noter la stratification des organes souterrains, qui exploitent chacun un niveau du sol. Les espèces figurées sont des géophytes, sauf *Galium aparine* [thérophyte], *Ranunculus auricomus* [hémicryptophyte] et le Lierre qui se comporte ici comme un chaméphyte.
AM: *Adoxa moschatellina* ; **Am**: *Arum maculatum* ; **Cs**: *Corydalis solita* ; **Ga**: *Galium aparine* ; **H**: *Hedera helix* ; **Ra**: *Ranunculus auricomus* ; **Rf**: *Ranunculus ficaria* ; **Ud**: *Urtica dioica*. [Dessin de P. Jovet, 1949.]



a. Trois aspects des bulbes de Jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*) plus ou moins étirés en mars [voir schéma **d**]. **b.** Enfouissement progressif des bulbes. **c.** Le bulbe, étiré par la traction d'une racine contractile se reconstitue quelques centimètres plus bas. Ce processus peut se reproduire plusieurs fois.

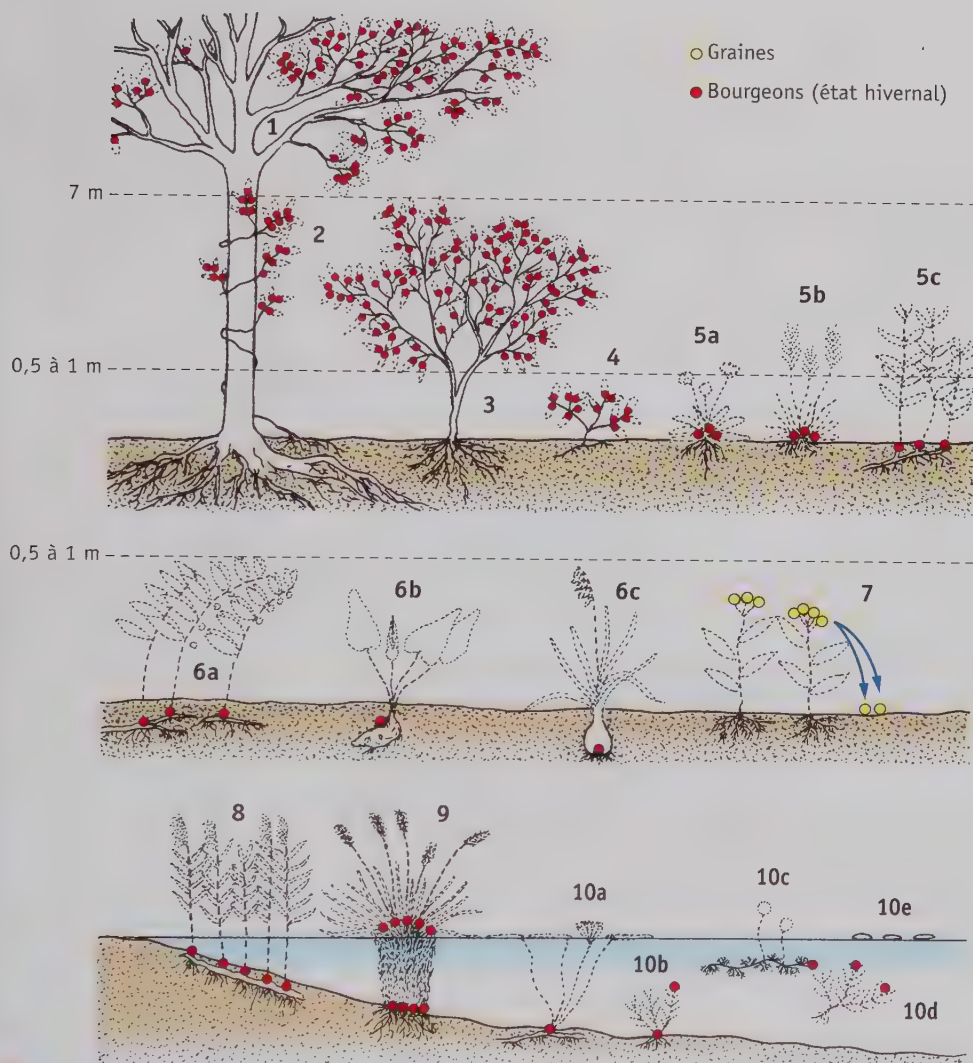
que l'épanouissement des frondaisons ne cache le soleil. Les substances fabriquées dans les feuilles vertes migrent vers leur base qui s'épaissit au fur et à mesure de leur accumulation et forme ainsi le nouveau bulbe. Celui-ci contient déjà le bourgeon qui engendrera la nouvelle plante au printemps suivant. Au sein de ce bulbe se forme au cours de l'été une minuscule inflorescence, alors que toute présence de feuilles a disparu en surface.

Seule, la hampe sèche portant les restes des fruits, trahit l'emplacement du bulbe. Les graines, noires et luisantes, sont disséminées et germent dès l'automne dans la couche humide de feuilles mortes qui recouvre le sol. Mais comment une graine, germant nécessairement en surface, peut-elle donner naissance à une plante dont le bulbe se trouve à quelque vingt centimètres de profondeur ?

L'enfouissement est en fait progressif et porte sur plusieurs années ; son mécanisme est remarquable. Dès la première année, l'accumulation de réserves à la base de la première feuille donne un jeune bulbe minuscule et globuleux. Avant que la petite plante ne se fane, on voit apparaître une grosse racine verticale qui, en perdant de l'eau, se fripe en même temps que le

bulbe s'allonge. Cette racine, ancrée dans le sol, se raccourcit à proximité du bulbe et l'entraîne en profondeur : c'est une racine tractrice. Le bulbe de l'année suivante se formera donc un peu plus bas, et cette étonnante migration en profondeur se renouvelle plusieurs fois, jusqu'à l'atteinte d'un niveau d'équilibre. Qu'un bulbe plus gros soit accidentellement ramené en surface par le boutoir d'un sanglier, ce même processus lui permettra de retrouver le bon niveau.

Les racines contractiles, tractrices, fréquentes chez les plantes à bulbes, existent aussi chez des espèces à rhizomes tubérisés comme les Arums ou à souche courte comme les Primevères.

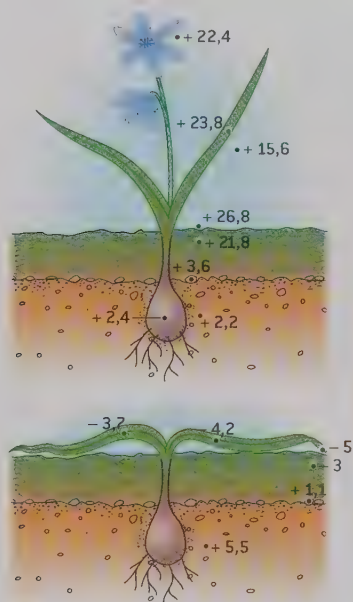


Principaux types biologiques : en traits pleins, état hivernal ; en pointillés, organes caducs à développement vernal ou estival. **1 à 3 :** phanérophytes ; **1 :** arbre ; **2 :** liane ligneuse ; **3 :** arbuste ou arbrisseau ; **4 :** chaméphyte ; **5 :** hémicryptophytes ; **5a :** à rosette ; **5b :** cespiteux ; **5c :** à rhizome. **6 :** géophytes ; **6a :** à rhizome ; **6b :** à tubercule ; **6c :** à bulbe ; **7 :** thérophyte sous forme de graines durant l'hiver [germination vernale], parfois aussi durant l'été (germination automnale) ; **8 :** hélrophyte à rhizome traçant ; **9 :** hélrophyte en touradon, à bourgeons profonds (cryptophyte), parfois plus ou moins érigés près de la surface de l'eau (voisin d'un hémicryptophyte) ; **10 :** hydrophytes ; **10a :** enraciné et flottant ; **10b :** enraciné et immergé (nageant) ; **10c-10d :** non fixés, nageants, partiellement [sauf les inflorescences] ou totalement immergés ; **10e :** flottants (Lemna).

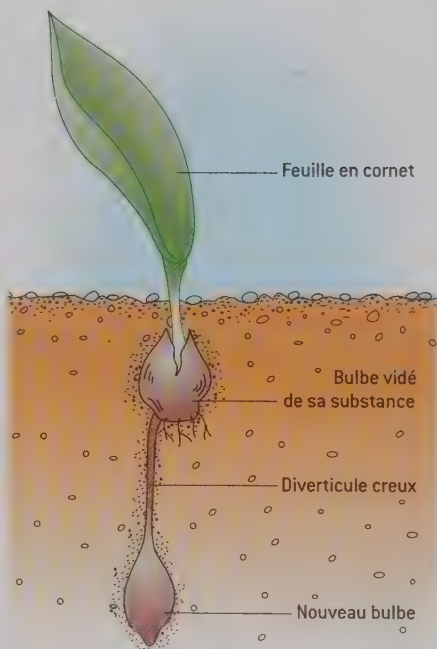
La Tulipe la plus cultivée en Europe, *Tulipa gesneriana*, est originaire des montagnes du Proche-Orient, où les conditions climatiques saisonnières sont très contrastées, avec des étés très chauds et très secs et des hivers froids. Dans le sol, ces variations climatiques sont atténuées, mais le rythme de vie de la plante leur est entièrement soumis. Durant l'été, la plante après floraison est en vie ralentie, mais dans le bulbe de remplacement (voir p. 181) le bourgeon subit une importante transformation : une minuscule fleur, avec les ébauches de tous ses organes, est en train de se construire. Visible à la loupe dans une coupe verticale, cette fleur reste inerte. Le bulbe est «dormant» : même placé dans les conditions printanières d'humidité et de température, il «refuse» de fleurir comme s'il «craignait» le prochain froid hivernal ! C'est seulement après avoir subi ce froid qu'il laissera croître sa hampe fleurie au retour du printemps. Ces exigences particulières, formation des ébauches florales sous l'effet de hautes températures et levée de la dormance du bulbe par le froid, permettent à la Tulipe de

croître en harmonie avec les rythmes saisonniers. Ici, pas de miracle, les plantes qui ne se seraient pas adaptées à cette succession des saisons n'auraient pas survécu.

Les horticulteurs hollandais ont recherché les conditions optimales pour que les bulbes de Tulipe soient prêts à fleurir le plus rapidement possible. A.H. Blaauw a montré sur le cultivar W. Copland qu'après arrachage des bulbes, il fallait les soumettre à une température de 20 °C pendant trois semaines pour que les ébauches se forment. Ensuite, une période froide (de dix à treize semaines) à 6-10 °C est nécessaire à la levée de la dormance. Les bulbes ainsi traités peuvent être conservés au froid et on les prélève selon les besoins pour les placer à des températures progressivement plus hautes ; ils peuvent alors donner des fleurs au moment désiré, parfaitement prévisible. Cette technique a permis d'obtenir des floraisons très précoces en serre, notamment pour la Saint-Nicolas (6 décembre) et aussi de préparer des bulbes de Tulipe pour leur vente dans l'hémisphère sud où les saisons sont inversées.



Température d'une plante (*Scilla sibirica*). Lors de la floraison par beau temps et avant floraison par gelée nocturne.



Tulipe en migration... Un diverticule creux pousse le bulbe en profondeur.

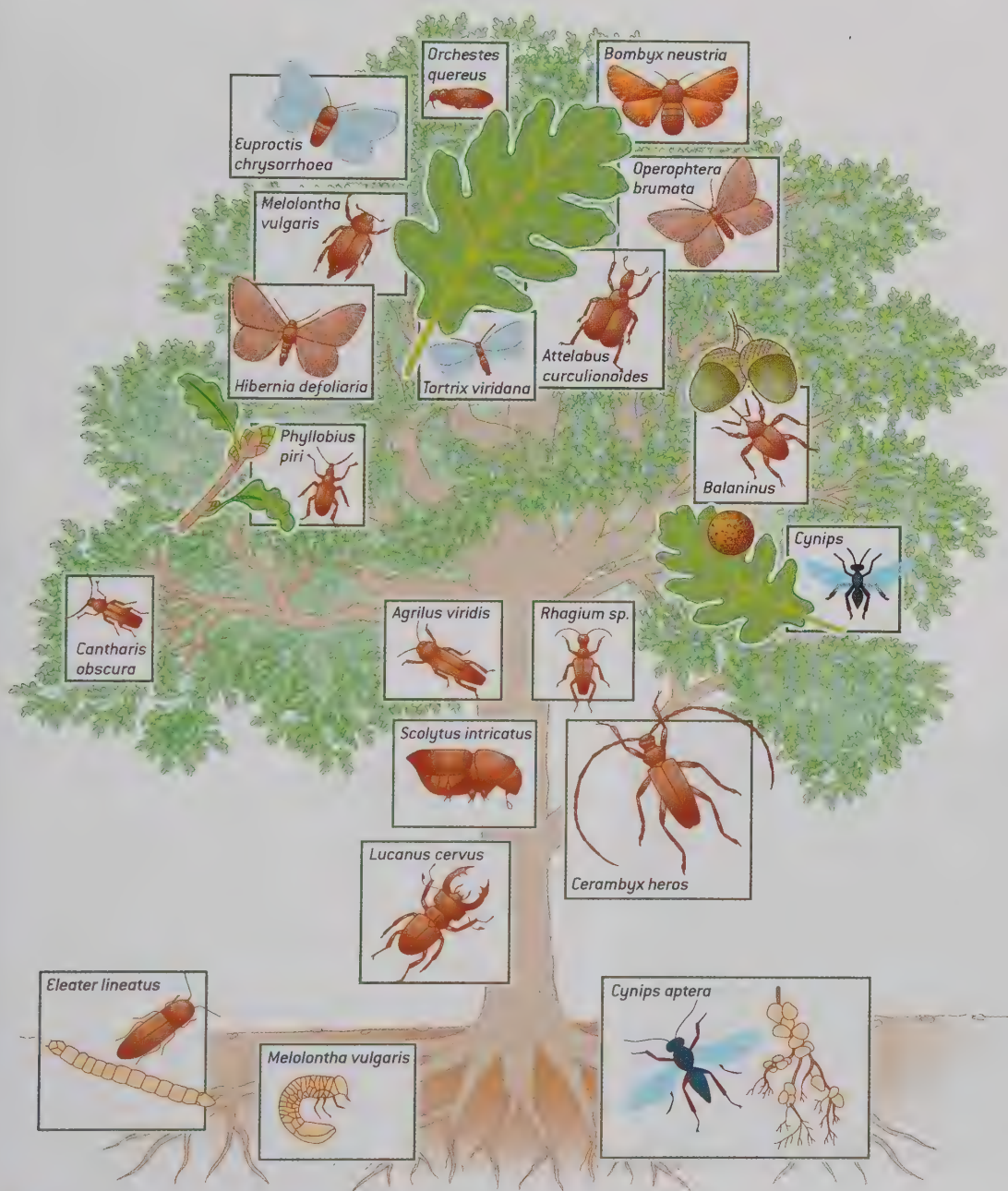
En leur absence, la croissance de ces organes aurait tendance à les faire remonter à la surface du sol.

Chez d'autres plantes bulbeuses existe un mécanisme d'enfoncement différent, tout aussi étonnant. Le bulbe des Tulipes qui fleurira l'année suivante (bulbe de remplacement) est issu d'un bourgeon axillaire formé à la base de la hampe florale, et qui grossit en accumulant les substances fabriquées par les feuilles. Ce jeune bourgeon est littéralement «aspiré» par un diverticule creux qui l'enfonce plus profondément, à un niveau optimal pour l'année suivante. Des

Liliacées comme *Tulipa saxatilis*, *Allium ampeloprasum*... utilisent ce mécanisme dans la dissémination de leurs caïeux, petits bulbes se formant à la périphérie du bulbe principal et assurant une multiplication végétative : le diverticule creux croît alors horizontalement et éloigne ainsi les caïeux de la plante-mère. Chez *Muscari parviflorum* (Liliacées), ce sont des racines tractrices horizontales qui jouent le même rôle.

La plante face aux agresseurs

Les formes diverses de compétition entre les végétaux ne sont qu'un aspect mineur de leur lutte pour survivre, par rapport aux menaces d'innombrables agresseurs pour lesquels ils constituent la seule source de nourriture. Presque seuls maîtres des synthèses organiques à partir de substances minérales, les végétaux se trouvent à l'origine des chaînes alimentaires ou des « réseaux trophiques ». Ils sont indispensables à la vie des animaux qui



se nourrissent directement (consommateurs primaires), ou aux dépens des précédents (consommateurs secondaires), des substances fabriquées grâce à la photosynthèse.

Parmi les animaux, ceux qui prélèvent le pollen ou le nectar ne causent aucun tort aux végétaux, et même contribuent à leur reproduction (cf. chap. 3). Il n'en est pas de même pour les herbivores, qui ne les font cependant pas disparaître. Les plantes perdurent malgré cette prédation, bien qu'elles soient incapables de fuir, et paraissent ainsi vouées au « sacrifice ». Pourtant, depuis des centaines de millions d'années, elles survivent aux attaques de millions d'agresseurs, prédateurs ou parasites. Bien entendu, on ignore celles qui auraient pu disparaître : voir à cet égard le cas de l'Orme (cf. chap. 5). Mais il existe dans le règne végétal une étonnante panoplie de moyens de défense, de la résistance passive et du camouflage jusqu'à la possession d'armes, conventionnelles ou non.

Certaines plantes résistent à une foule de prédateurs. Voyez par exemple sur la figure p. 183 la cohorte d'Insectes qui se nourrissent des feuilles du Chêne sessile. En revanche, de rares espèces végétales sont très peu attaquées par les Insectes : c'est le cas de l'If (*Taxus baccata*). La Légumineuse *Dioclea megacarpa* ne possède qu'un seul prédateur de ses graines, le *Caryedes brasiliensis*, une espèce de Charançon dont les larves se développent à l'intérieur des graines alors que l'adulte ne consomme que le pollen.

La liste des prédateurs d'une plante est limitée par rapport au nombre total d'herbivores (au sens large) de la région. Ceux-ci feraient-ils un choix ? Sont-ils de fins gastronomes ou bien, incapables de manger certains végétaux, se rabattent-ils sur d'autres ? Des plantes, de leur côté, peuvent être plus résistantes ou moins digestes que d'autres...

Ces diverses possibilités existent, confirmées par d'innombrables observations et expériences. Le régime des phytophages est déterminé, soit par la structure des plantes non consommées (feuilles coriaces, présence d'épines...), soit par leur composition chimique. Le métabolisme digestif de certains consommateurs les rend parfois capables de détruire des poisons redoutables : ainsi, Lapins et Limaces font leurs délices de la redoutable Amanite phalloïde.

Chaque espèce végétale est donc inégalement vulnérable selon ses prédateurs potentiels. Comment survit-elle ?



 **Un Hêtre « abrouti »** ; imaginez la trajectoire du mufle de la vache.

Renaître après broutage

Les prairies doivent leur maintien à l'action des troupeaux, qui a privilégié la dominance des herbes vivaces, notamment celle des Graminées. Celles-ci, puissamment ancrées au sol par leur chevelu racinaire, voient leurs appareils aériens reprendre leur croissance après broutage. Curieusement, cette possibilité est liée à la position de ces plantes dans la classification végétale : ce sont des Monocotylédones (cf. chap. 2), dont les feuilles, contrairement à celles des Dicotylédones, croissent par leur base et sont donc capables de se régénérer après avoir été tranchées par la dent du bétail. Pour la même raison, les pelouses urbaines gardent leur aspect après la tonte. En revanche, beaucoup de végétaux ne résistent

Dans les prairies insuffisamment entretenues apparaissent des îlots saillants de végétation, dispersés et tendant à progresser si le pacage régresse. Ils sont formés de plantes ligneuses, coriaces, épineuses ou toxiques, parfois dédaignées par le bétail, question de goût...

Même bien entretenues, les prairies d'élevage bovin

présentent des « refus », touffes d'herbes délaissées par le bétail, et pourtant tendres, bien vertes et apparemment appétissantes (si nous nous imaginons dans la peau d'un Ruminant, mais gardons-nous de l'anthropomorphisme !). En fait, l'animal évite de consommer ces plantes, dont la composition chimique, déséquilibrée, est trop riche en composés azotés et en potassium.

S'il passe outre, faute d'autre possibilité, il ne tarde pas à présenter des dérèglements du foie et des symptômes nerveux conduisant à la « tétanie d'herbage ». Les refus apparaissent à l'emplacement des déjections des bovins, concentrées en azote et potassium ; ce n'est pas l'odeur qui est répulsive, car elle disparaît vite, alors que les plantes en cause persistent longtemps.



Prairie pacagée bosselée de « refus » en Thiérache.

pas au pacage : ce sont surtout les annuelles, coupées avant leur fructification (à part quelques espèces répulsives).

Les végétaux ligneux, dont certains jeunes plants ont survécu puis réussi à grandir, sont modelés par le broutage et réagissent en donnant des ramifications courtes et denses, leur conférant un aspect très curieux : on parle de « zoomorphoses » ou d'arbres « abroutis ». De tels « monstres » s'observent parfois sur les talus de routes régulièrement fauchés... et aussi dans nombre de jardins publics où leurs formes géométriques ou animalières, censées être décoratives, illustrent la plasticité de l'organisme végétal.

Dans les peuplements de petits arbustes, notamment les landes à Bruyères, la recolonisation par les arbres est « contrôlée » par les Lapins, qui jouent un rôle dynamique important dans l'évolution de la végétation. Ils consomment la plupart des très jeunes arbres, mais dédaignent les germinations de Tilleuls et de Bouleaux : ces arbres deviennent bientôt dominants.

Les vulnérantes : qui s'y frotte s'y pique !

Beaucoup de plantes ont développé une grande variété d'« armes blanches ». Les « épines »⁴ du Rosier sont des productions épidermiques très dures, d'autres sont des parties de feuilles transformées : stipules du Robinier et d'autres Légumineuses arborescentes, rachis des Astragales périméditerranéennes, particulièrement redoutables, piquants des Cactus. Les feuilles épineuses de l'Ajonc rendent impénétrables certaines landes, et celles de l'*Araucaria*



 **La dent des Moutons** a épargné le Cirse très épineux (*Cirsium spinosissimum*) au sein de la pelouse alpine. [Monêtier-les-Bains, Hautes-Alpes, 2 400 m.]

araucana font le «désespoir du singe» pour autant qu'il en existe dans les forêts chiliennes! Parfois, c'est tout un rameau qui se transforme en poignard, chez l'Aubépine ou le Prunellier par exemple, où la Pie-grièche vient empaler ses proies. Les épineux sont particulièrement représentés dans les régions arides: les semi-déserts de l'Arizona ou les forêts de Didiéracées au sud de Madagascar en sont des exemples saisissants.

Les plantes dépourvues de telles défenses auraient-elles toutes disparu sous les assauts des herbivores? Cette hypothèse serait valable si on n'envisageait ces épines que sous l'angle de leur rôle défensif. Le monde vivant est beaucoup plus complexe. Ces transformations ont aussi pour conséquence une réduction des surfaces transpirantes, avantage probable pour la vie dans des régions arides. De plus, les buissons épineux peuvent être des abris pour des plantes vulnérables; ainsi, la Ronce (*Rubus fruticosus*) est pour le forestier «le berceau du Chêne».

Ces armes ne sont pas toujours efficaces: au nord du Sahara, l'*Acacia horrida* arbore de redoutables épines, ce qui n'empêche pas les paisibles Dromadaires de s'en repaître. Elles réduisent quand même le nombre de prédateurs possibles, mais ne sont pas toujours adaptées à l'ennemi:

protectrice contre un ruminant, une épine n'a aucun effet contre Limaces et Escargots, grands mangeurs de végétaux contre lesquels des poils raides, ceux du Gratteron par exemple, sont plus efficaces. Une plante sauvage proche de la Pomme de terre, le *Solanum berthauldii*, possède un dense revêtement de poils qui empêche les Pucerons de planter leur stylet dans les feuilles.

Les plantes «furtives», ou comment passer inaperçu

Dans les déserts d'Afrique du Sud, les *Lithops* (Aizoacées) doivent leur nom botanique à leur aspect de «plantes-cailloux»: elles présentent à la fois la forme et la couleur des galets parmi lesquels elles sont dissimulées, et échappent ainsi aux prédateurs éventuels. Certaines s'enterrent en partie: luxe de précautions...

 **Ce *Lithops aurantiaca***, une «plante-caillou» d'Afrique du Sud. La floraison de l'un des sujets visible sur le cliché permet de ne pas la confondre avec un galet!

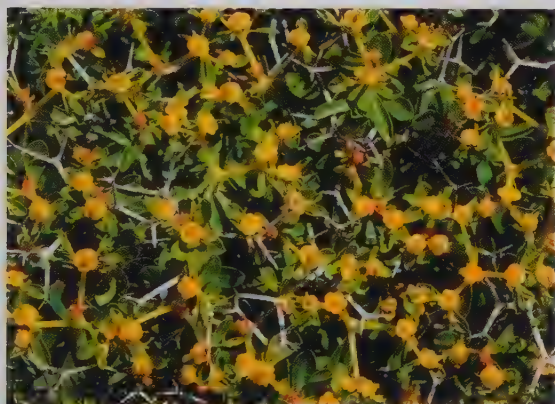




 Quel herbivore oserait goûter à cette rosette de *Ptilostemum casabonae* (Astéracées) ? [Corse.]



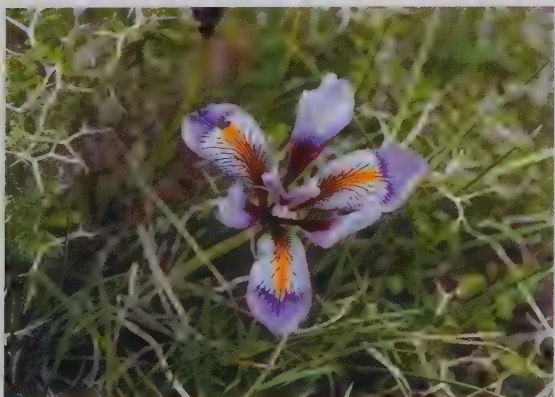
 **Euphorbe épineuse des Alpes du sud**, en saison sèche : une boule d'épines résistant à la sécheresse, au froid et aux Moutons (*Euphorbia spinosa*).



 **Euphorbia acanthothamnus** (Crète) possède un latex toxique qui, s'ajoutant à ses épines serrées, lui permet d'échapper à la dent des Moutons [voir p. 204].



 **La Chicorée vulnérante** (*Cichorium spinosum*). [Cap Sidero, Crète.]



 Cet Iris de Crète profite de la protection d'une Pimprenelle épineuse est-méditerranéenne (*Sarcopoterium spinosum*). Noter la similitude géométrique (convergence) des épines (rameaux transformés) sur les deux clichés de plantes crétoises.



 **Onosma graeca**. Très fréquent chez les Borraginacées, le revêtement de poils raides, calcifiés, peut rebuter certains herbivores.

Parmi les Passiflores, certaines sont capables de réduire le nombre de chenilles susceptibles de les dévorer. *Passiflora adenopoda* possède ainsi des poils recourbés en hameçon; ils perforent le tégument des chenilles qui s'y aventurent, les mettant hors d'état de nuire.

Les armes chimiques ou la défense par le poison

Une stratégie «plus élaborée» consiste à injecter un poison: la cuisante piqure de l'Ortie, en particulier celle de la petite espèce de jardin, l'Ortie brûlante, a des effets bien connus. Ils sont dus à des poils acérés, creux, contenant des substances irritantes, parmi lesquelles l'histamine. Ces poils se brisent au moindre contact et libèrent leur poison dans l'épiderme. D'autres sont encore plus redoutables, ainsi ceux des *Laportea*, arbustes d'Australie et de Nouvelle-Guinée. La Fraxinelle (*Dictamnus albus*) agit de façon plus insidieuse: le contact de cette superbe Rutacée (voir photo ci-dessous) provoque une hypersensibilité au soleil, entraînant de douloureuses brûlures de la peau.

Mais quel est alors l'«avantage» pour la plante? Plus généralement, quelle est l'efficacité de ces défenses vis-à-vis des herbivores? Elle n'est certes pas totale, car les Orties sont consommées par les Chevaux, et de nombreuses chenilles s'en régalent, comme celles de la «petite-tortue» ou du «vulcain».

L'éventuel renoncement de l'herbivore est souvent provoqué par un signal gustatif nécessitant des essais, donc un apprentissage. Ainsi, les tanins, très répandus dans le monde végétal, sont amers. Ils réduisent par ailleurs la digestibilité des protéines, en donnant avec elles des complexes stables. L'activité des microorganismes de la panse des ruminants est réduite par la consommation des tanins, ce qui leur donne des «lourdeurs d'estomac» et les conduit sans doute (sagement) à choisir des plantes pauvres en tanins. De même, les chenilles de la tordeuse du Chêne n'attaquent que des feuilles jeunes n'ayant pas encore accumulé beaucoup.

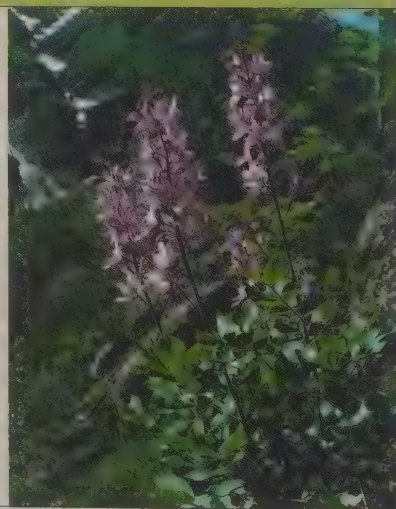
Les jeunes organes de diverses plantes contiennent en grande abondance des substances toxiques comme des alcaloïdes. Particulièrement tendres, ils sont cependant une proie rêvée pour des mangeurs de végétaux «immunisés» (nous-mêmes consommons les pousses d'As-

Les toxiques dans la plante

Les substances toxiques synthétisées par les végétaux sont stockées de telle sorte que la plante qui les produit ne s'empoisonne pas elle-même (sinon...). Beaucoup, comme les tanins, sont confinées dans la vacuole des cellules, ce qui prévient leur action toxique sur le cytoplasme. D'autres poisons sont élaborés sous forme inactive, et n'acquièrent leur toxicité qu'après broyage des cellules (attaque d'un herbivore, ou tout autre traumatisme); une enzyme contenue dans les vacuoles ou dans d'autres cellules, provoque la libération du poison.



La Fraxinelle, *Dictamnus albus* (Vallouise, Htes-Alpes).



« L'action des cyanures

L'oxygène absorbé par la respiration des êtres vivants est dans les cellules uni à de l'hydrogène, en formant de l'eau et en libérant de l'énergie. Cette réaction, explosive *in vitro*, est modérée dans les tissus grâce à une enzyme, la cytochrome-oxydase, indispensable au déroulement de la respiration dans la cellule vivante. Les cyanures ont la redoutable propriété de bloquer l'action de cette enzyme, ce qui entraîne la mort. Beaucoup de plantes qui nous sont familières produisent des cyanures ; ainsi, les amandes amères, mais aussi les

« amandes » contenues dans les noyaux des abricots, pêches, prunes ou cerises... Leur consommation peut être fatale à un enfant qui en croquerait de cinq à dix. Paradoxalement l'Homme apprécie dans ses desserts, à doses très modérées, leur parfum caractéristique (odeur « d'amande amère »). Dans les régions tropicales, le Manioc, riche en cyanures, est largement consommé après une préparation culinaire appropriée qui élimine le poison.

perge). Parmi les principes vénéneux fréquents chez les plantes, les cyanures sont particulièrement répandus, aussi bien dans les graines (les amandes) que dans les feuilles d'arbres (Laurier-Cerise) et de plantes herbacées, par exemple celles de la grande Glycérie (*Glyceria spectabilis*) qui croît dans les endroits humides en Europe tempérée.

Les effets de ces substances peuvent être imprévus. Au cours de la campagne du Soudan (1896-1900) menée par les Anglais, beaucoup de leurs animaux de trait moururent, leur fourrage contenait une espèce locale de Lotier riche en cyanure, libéré quand la feuille est broyée. Nombre d'espèces, notamment de Rosacées ou de Fabacées, se révèlent « cyanogènes », y compris certaines variétés de plantes de nos prairies, comme le Lotier corniculé ou le Trèfle blanc. Dans les populations de ces plantes, certaines seulement sont cyanogènes, en proportions variables. Celles qui ne le sont pas sont préférentiellement consommées par des Mollusques herbivores, Limaces ou Escargots qui, favorisant indirectement les sujets cyanogènes, exercent ainsi une pression de sélection sur la population. *A contrario*, des expériences ont montré que certains Charançons consomment des plantes cyanogènes, alors que les Moutons font varier leurs préférences selon l'époque de l'année. Quant à la chenille de l'Argus bleu (*Polyommatus icarus*), elle dévore les Lotiers sans distinction, car elle possède une enzyme, la rhodanase, qui transforme le cyanure mortel en un isothiocyanate inoffensif.

Cet exemple est représentatif d'un fait très général : au cours de l'évolution du monde vivant, l'escalade des armements a cru en fonction de l'augmentation des périls, et seuls ont survécu les organismes ayant pu résoudre ce dilemme. Les militaires de toutes les armées du monde font d'ailleurs à cet égard les mêmes constatations. Ainsi, les plantes de la famille des Crucifères (Brassicacées) contiennent de la sinigrine, substance qui, à la moindre attaque des feuilles, est transformée par une enzyme en isothiocyanate d'éthyle, produit irritant et répulsif pour de nombreux phytophages... mais pas pour tous. Cette substance, qui donne son goût à la moutarde, fabriquée à partir des graines de la Crucifère de même nom, est appréciée par beaucoup... et aussi par le Papillon blanc (la Piéride du Chou) dont les chenilles se nourrissent des feuilles de Chou et celles d'autres Crucifères.

« Des brebis qui prennent la pilule...

La défense chimique de certaines plantes se fonde sur le dérèglement des systèmes de régulation des animaux. Ainsi, en Australie sévit chez les Moutons la « maladie du trèfle », causée par plusieurs espèces de Fabacées broutées par ces animaux. Il s'agit notamment de Genêts contenant de grandes quantités de génistéine, substance imitant une

hormone femelle, l'œstradiol, et capable comme elle de rendre stérile les brebis, à la façon de la pilule anticonceptionnelle. De très nombreuses autres plantes, en particulier des Fougères, perturbent le développement des Insectes qui les consomment, car elles fabriquent des substances analogues à leur hormone de mue, l'ecdysone.

La panoplie des armes chimiques

Parmi les nombreux composés chimiques sécrétés par les plantes, ceux qui peuvent avoir un effet défensif se recrutent dans trois grandes catégories :

- **Les composés azotés** (exemples, et nombre connu)
 - Alcaloïdes : 5 500 (très fréquents chez les Angiospermes)
 - Amines : 100
 - Acides aminés non protéiques : 400 (graines de Légumineuses)
 - Glucosides cyanogéniques : 30 (fruits, graines, feuilles)
 - Glucosinolates : 75 (Brassicacées)
- **Les composés terpéniques**
 - Terpène : 2 050 (dans les huiles essentielles, le latex des Astéracées et Euphorbiacées)
 - Saponine : 500 (dans 70 familles ex. : Saponaires)
 - Cardénolide : 150 (Asclépiadacées, Apocynacées)

- **Les composés phénoliques**

- Tanins : 200 (très communs, Chênes...)
- Flavonoïdes : 1 000 (parmi eux les isoflavonoïdes (génistéine, coumarines) rôle défensif)
- Quinones : 500 (surtout Rhamnacées)

Souvent en faible quantité et n'intervenant pas directement dans les mécanismes vitaux de la plante, ces composés appartiennent à ce que l'on nomme le « métabolisme secondaire ». Leur signification n'est pas toujours bien comprise. Après avoir considéré beaucoup d'entre eux comme des produits de déchets, on recherche maintenant à déterminer l'avantage sélectif qu'ils peuvent procurer à la plante. D'autres produits du métabolisme secondaire ont cependant des rôles évidents dans l'attraction des animaux pollinisateurs (pigments, parfums...) ou dans la régulation du fonctionnement de la plante (hormones, régulateurs de croissance).

La Légumineuse *Dioclea megacarpa* contient un acide aminé toxique, la canavanine. Rappelons que les protéines sont formées de l'union d'acides aminés, au nombre d'une vingtaine ; toute modification de la nature ou de la position de l'un de ces acides aminés change les propriétés de la molécule protéique. Or, la canavanine a une structure proche de l'arginine, et se substitue à elle dans les protéines d'un herbivore ayant consommé le *Dioclea*, ce qui dérègle complètement son métabolisme. Cependant, un Charançon se nourrit sans dommage des graines de la plante, car ses cellules sont capables de reconnaître l'acide aminé toxique. Il ne reste plus à la plante qu'à « inventer une nouvelle stratégie de défense ».



 **Chenilles à couleurs « dissuasives » :** celles de la « goutte de sang » ou « écaille du Sénéçon ».

Du poison téléguidé à la dissuasion

L'arme chimique végétale peut être détournée au profit de l'animal contre lequel elle est inefficace. Les chasseurs se méfient des Cailles au retour de leur migration printanière. Leur chair est alors toxique pour l'Homme, ces Oiseaux ayant consommé, sans dommage pour eux, les fruits de Solanacées et d'autres plantes vénéneuses.

Les Papillons Danaïdes utilisent une « stratégie » analogue. Ainsi, le *Danaus plexippus* est vénéneux pour ses prédateurs, car sa chenille se nourrit d'Asclépiadacées contenant des cardénolides toxiques. Ces substances s'accumulent dans les graisses de la chenille sans l'incommoder ; elles se retrouvent après la métamorphose dans le Papillon, devenu lui aussi toxique. Les Oiseaux apprennent rapidement à dédaigner ce Papillon nauséabond, dont l'espèce est ainsi protégée.



a



b

a : Certaines feuilles du *Dischidia rafflesiana* sont transformées en pot, dans lequel se développe une racine. Les fourmis y accumuleront du terreau. **b** : La tige du *Myrmecodia*, fortement renflée, est creusée de cavités (révélées ici par une coupe) dans laquelle certaines fourmis élisent domicile.

La plante tire peut-être aussi un avantage de cette situation, car ces chenilles toxiques vivement colorées peuvent décourager les éventuels herbivores trop voraces pour écheniller la plante avant de l'engloutir!

D'autres espèces communes sont ainsi protégées, telles la « goutte de sang » (*Euchelia jacobaea*) du Séneçon de Jacob, dont les chenilles sont très facilement repérables grâce à leurs rayures noires et jaunes.

Le recours à des sociétés de gardiennage

Les Fourmis ont de multiples relations avec les végétaux, depuis ceux qu'elles utilisent comme simple source de nourriture jusqu'à ceux qui ont avec elles des relations de plus en plus intimes. En pays tempéré, les Vesces présentent sur leurs stipules des glandes noires (nectaires) sécrétant un liquide sucré



c Autour de leur dôme, les Fourmis rousses ont rejeté des déchets azotés marqués par la prolifération d'un *Galeopsis*, Lamiacée nitrophile.

(nectar) qui attire les Fourmis. Celles-ci jouent, par ailleurs, un rôle dans la protection des forêts, notamment en consommant une foule de chenilles mangeuses de feuilles. Elles peuvent, au contraire, avoir une action néfaste sur les plantes quand elles y installent des pucerons. Difficile alors de classer les Fourmis en « utiles » et « nuisibles ».

Les plantes myrmécophiles (amies des Fourmis) les attirent en leur fournissant nourriture et abri, en échange d'une protection contre les herbivores et, éventuellement, le don de certains éléments nutritifs. Il existe, selon P. Jolivet, 465 espèces végétales, appartenant à 52 familles, formant en association avec ces Insectes de véritables symbioses (cf. chap. 6). Celles-ci sont particulièrement « élaborées » en Amérique tropicale et en Asie du sud-est. Des associations plantes/Fourmis sont spectaculaires dans la famille des Rubiacées. Les espèces des genres tropicaux *Myrmecodia* et *Hydnophytum* possèdent des souches creuses habitées par des Fourmis du genre *Iridomyrmex*. La plante fournit l'abri ainsi que la nourriture grâce à des glandes sécrétant des sucres ou des protéines. Parfois, elle « offre » ses fruits. Diverses Orchidées (famille toujours riche en singularités) sont également associées dans les mêmes régions à des Fourmis qui colonisent des cavités de leurs pseudobulbes⁵.

Les Fourmis jouent aussi un rôle important dans la dissémination de plantes (cf. chap. 8). Elles les défendent également vis-à-vis des prédateurs animaux et aussi contre d'autres végétaux. Elles consomment en effet les pousses des plantes concurrentes, notamment des lianes qui, dans les forêts tropicales humides, sont particulièrement compétitives. Par ailleurs, elles fournissent par leurs excréments des sources d'azote à la plante qui leur est associée.

Certaines feuilles du *Dischidia rafflesiana* (Asclepiadacées) présentent la forme d'une outre dans laquelle se développe une racine adventive (photo p. 191) ; la plante « fabrique son pot à fleurs » qui se garnit ensuite de Fourmis. Celles-ci transportent du terreau dans ces outres et y élisent domicile.

D'autres observations appuient l'efficacité du rôle protecteur de Fourmis. Des *Acacia* d'Amérique tropicale en hébergent dans leurs épines creuses. Ainsi, l'*Acacia cornigera* loge et nourrit en sucre et en protéines les Fourmis *Pseudomyrmex ferruginea*, qui le protègent des herbivores et le débarrassent des épiphytes. Or, il ne possède pas de défenses chimiques propres, alors que les autres Acacias, sans Fourmis, possèdent des cyanogènes toxiques.

La contre-attaque modulée

Comment les plantes, apparemment dépourvues des moyens de défense précédents, ou quand ceux-ci sont inefficaces, ont-elles pu survivre aux multiples attaques des herbivores ou de parasites (Champignons, Bactéries, Virus...) ? Beaucoup disposent de

La résistance innée contre certains parasites

Beaucoup de plantes possèdent, par leur structure même, des moyens de défense contre certains parasites : cuticules épaisses et tissus coriaces empêchant la pénétration de l'intrus, substances toxiques

bloquant sa germination ou sa croissance... On emploie le terme de *résistance constitutive*, existant avant toute attaque, par rapport à la *résistance induite*, déclenchée à la suite de cette attaque.

moyens de lutte une fois l'attaque déclenchée: renforcement des parois bloquant le passage du parasite, sécrétions d'enzymes détruisant les parois cellulaires de l'intrus ou de *phytoalexines* inhibant son métabolisme.

Ces dernières substances évoquent les anticorps élaborés par le système immunitaire des animaux, qui répondent de façon adaptée aux agressions microbiennes. Elles sont cependant beaucoup moins spécifiques vis-à-vis du parasite. Lors d'une première attaque microbienne, des substances, les *éliciteurs*, jouent le rôle d'un signal commandant aux autres cellules la synthèse de phytoalexines. Quand la réponse est rapide, le parasite n'a pas le dessus, mais parfois son « génie » se révèle supérieur à celui de la plante. Ainsi, certaines variétés du Champignon *Nectria hematococca* sont virulentes pour le Pois, qui réagit en sécrétant sa phytoalexine, nommée « pizarine ». Mais celle-ci est détruite par une enzyme possédée par le *Nectria* ! Sous l'attaque du Champignon *Colleotrichum lagenarium*, le Melon réagit par la production d'éthylène qui, circulant dans toute la plante, induit des réactions de défense généralisées. Chez la Tomate, l'attaque d'une feuille par un Insecte détermine la formation d'un éliciteur, lequel déclenche, en une heure, la synthèse par toutes les feuilles de la plante de protéines capables d'inhiber les enzymes digestives de l'assaillant.

Des communications par messages chimiques encore plus étonnantes sont celles qui se réalisent d'un individu à un autre, permettant une « défense communautaire ». Brouetés par des herbivores, des Acacias d'Afrique du sud seraient capables d'augmenter rapidement la concentration en tanins de l'ensemble de leur feuillage. Mais, de plus, par émission d'éthylène dans l'air environnant, ils pourraient provoquer cette même réaction dans tout le peuplement du même arbre, ainsi protégé de la dent meurtrière. Cette étonnante action à distance a été révélée en 1990 par la mort mystérieuse d'Antilopes (intoxiquées par les tanins) en captivité dans une réserve où elles devaient consommer cet Acacia, seule source de nourriture disponible.

L'intrus suscite le vivre et le couvert

L'attaque par l'Invertébré phytophage ne se traduit pas toujours par une mutilation, mais suscite parfois le développement d'une véritable tumeur.

Les feuilles des Chênes portent fréquemment des excroissances globuleuses ou en disques, jaunes ou rouges, et contenant une ou plusieurs larves. Ces *galles*, ou *cécidies*, résultent de modifications de la croissance des cellules foliaires sous l'effet de la ponte d'un Invertébré: Insecte, Acarien, parfois Nématode. La forme des galles est spécifique à la fois de l'animal en



On observe fréquemment ces galles chevelues (ou Bédégars) sur les Églantiers. Elles sont formées en réaction à la ponte d'une petite Guêpe (*Diplolepis rosae*), dont les larves sont visibles à l'intérieur de la galle coupée en long.



Aux confins du Sahara, l'importance du « facteur eau » apparaît décisive : contraste entre l'opulente oasis [Dattiers, Amandiers roses, Oliviers, cultures maraîchères] et la sévère aridité des montagnes du Sud-Atlas [Tinerhir-Maroc].

cause et de la plante affectée. Sur trois espèces de Chênes, on en a recensé plus de deux cents formes ! Sous l'effet de la larve-hôte, des substances nutritives, synthétisées et accumulées dans les tissus de la galle, nourrissent le parasite, par ailleurs protégé par d'autres substances défensives : citons les tanins, longtemps extraits des « noix de galle » du Chêne rouvre, et le carmin des cécidies du Chêne-kermès méditerranéen.

Les galles ne semblent pas faire souffrir les arbres, même s'ils sont contraints de synthétiser quelques substances ou tissus supplémentaires. Elles peuvent même leur être utiles si l'on considère que le confinement du parasite les protège de dégâts plus importants, tels que la nécrose des tissus attaqués.

Des plantes-ludions

Chez des plantes aquatiques, les hibernacles ou turions, bourgeons transformés en organes spécialisés, ont des structures et un rôle comparable à ceux des bulbes (voir p. 178). Les plantes aquatiques sont moins denses que l'eau, par suite de la présence dans leurs tissus de cavités contenant de l'air, les *lacunes aërières*. Arrachées, les espèces fixées au fond (Élodée...) remontent en surface, où flottent d'autres espèces sans attache avec le substrat, comme les Utriculaires (voir p. 112). À l'approche de l'hiver, beaucoup de ces plantes, sous l'influence du raccourcissement des jours, forment des organes de résistance, les *hibernacles*. Ces sortes de gros bourgeons aux nombreuses feuilles

serrées sont plus denses que l'eau car ils ont accumulé des réserves d'amidon, et sont d'autre part sans lacunes aërières. Ils tombent dans la vase du fond, et restent seuls vivants, épargnés par les basses températures hivernales, alors que les autres organes de la plante sont détruits. Au printemps, les hibernacles commencent leur croissance, en utilisant leurs réserves. Les feuilles nouvelles ont des lacunes, et la densité de l'ensemble diminue. Quand celle-ci devient inférieure à celle de l'eau, la jeune plante remonte en surface et achève son développement. Ainsi, ces végétaux montent et descendent dans le milieu aquatique, au fil des saisons, occupant la place au bon moment.

Dans l'attente de jours meilleurs

Mais d'autres dangers guettent le végétal. Si la vie est impossible en l'absence d'eau, de lumière pour les plantes chlorophylliennes, et sous des températures excessives ou trop basses, nombre de végétaux sont contraints de subir de telles conditions durant des périodes plus ou moins longues. Les cycles jour/nuit (photopériode) ou saisonniers (thermopériode, xéropériode) ont suscité l'adaptation, souvent étroite, de végétaux, imposant à chaque espèce son rythme propre de repos, de croissance et/ou de reproduction. Ces contraintes périodiques ne laissent parfois qu'un bref créneau d'activité à la plante; elle ne peut alors subsister que si elle a la possibilité d'accomplir rapidement son cycle, et si elle peut mettre en œuvre des moyens de résister à la (ou aux) période(s) défavorable(s) suivante(s). Mais le «génie végétal» montre que, par leur existence même, des plantes sont capables de supporter de longues périodes arides, froides ou obscures, dans l'attente de jours meilleurs...

Les vertes oasis cernées de montagnes nues, les immenses rampes d'arrosage qui propulsent sur les champs des tonnes d'eau vers le ciel d'été, en gerbes gigantesques (dont une partie seulement retombe au sol...), nous rappellent que la production végétale nécessite d'abord de l'eau, souvent en quantités considérables. Un hectare de Maïs demande près de 6 000 m³ d'eau pour donner 170 quintaux de matière organique sèche. La production optimale recherchée dépend naturellement aussi de l'énergie solaire reçue, non maîtrisable, et de l'alimentation minérale des plantes, assurée par les apports d'engrais (trop souvent en excès).

En revanche, la vie est présente partout où de l'eau existe, même épisodiquement, ou quand des conditions extrêmement contraignantes par ailleurs, de températures par exemple, ne permettent qu'une faible productivité. C'est parmi les Bactéries que se recrutent les colonisateurs des milieux «excessifs», mais les végétaux ne sont pas en reste. Que ce soit en Antarctique, où les rochers émergeant de la glace hébergent des Lichens et quelques Mousses, ou dans les déserts brûlants que fait verdier l'improbable pluie, partout des végétaux sont présents, même s'ils sont temporairement invisibles, à l'état de spores ou de graines.

Dans l'attente de la pluie

Échapper à la sécheresse est l'une des «stratégies» développée par de nombreux végétaux des déserts, mais aussi, sous les climats tempérés, ceux de stations où l'eau est vite indisponible: rochers ensoleillés, toits, sables secs et filtrants. Se développer au cours d'une brève période humide nécessite des capacités remarquables de réaction: pour les annuelles, rapidité de germination, d'implantation des racines, de croissance, de floraison et de maturation des graines; pour les plantes vivaces, avoir gardé quelques réserves des pluies précédentes (cas évoqué plus loin).



 L'acheb dans le désert libyque. Apparition fugace d'annuelles (ici un *Erodium*) après une pluie.

Dans certains déserts, les sables nus des ergs voient soudain apparaître, quelques jours après une forte pluie, d'innombrables minuscules plantes annuelles : c'est l'«acheb», ensemble de plantes bouclant leur cycle de reproduction en quelques jours, d'où leur nom d'«éphémérophytes». La petite Crucifère *Arabidopsis thaliana*, présente aussi chez nous, en est un exemple (son cycle complet dure deux semaines).

Cependant, les jeunes plantes issues de graines susceptibles de germer à la moindre humidité sont exposées à périr si la pluie est fugace. Seules survivront dans les régions arides celles dont le tégument des graines est épais, ou contient une substance inhibitrice (bloquant la germination) éliminée seulement par de fortes pluies. Les chances d'un développement complet avant le retour de la sécheresse sont ainsi augmentées, tandis que l'erg s'est enrichi d'un nouveau stock de graines. Sous climats tempérés, notamment dans les régions méditerranéennes, les sables ou les argiles desséchés et nus en été sont égayés au printemps des floraisons de nombreuses petites annuelles. Celles-ci ont pour la plupart germé lors des pluies automnales, passé l'hiver sous la forme d'une rosette de feuilles, enfin fleuri et fructifié avant l'été aride. Contrairement au cas précédent, ces plantes disposent d'une période favorable beaucoup plus longue. Leurs graines sont seules aptes à résister au manque d'eau. Chez certaines espèces, comme la Luzerne naine (*Medicago minima*), chaque fruit contient deux sortes de graines : les unes capables de germer à la moindre pluie, les autres dont le tégument plus épais et imperméable doit, pour que la germination s'accomplisse, être attaqué par des microorganismes du sol (Champignons, Bactéries) agissant au cours d'une première période humide. La probabilité de survie de la plante est ainsi augmentée.

Une résurrection : la reviviscence

La graine, résistante car déshydratée, n'est pas seule à pouvoir survivre dans l'attente de la pluie. Certaines plantes adultes sont capables de supporter la sécheresse en vie ralentie, et reprennent leur activité lors d'un nouvel apport d'eau. On les dit «reviviscentes». Cette remarquable propriété concerne les Mousses, les Lichens et quelques rares Ptéridophytes telles que les Ceterach et Notochlaena (voir p. 87) croissant dans les fissures rocheuses ou les vieux murs, ou une Sélaginelle (*Selaginella lepidophylla*) vendue en sachets dans les jardinerie

sous le nom usurpé de «Rose de Jéricho», reprenant vie et couleurs dès qu'elle est arrosée. Les cellules de ces végétaux peuvent perdre leur eau sans dommage, contrairement à celles des plantes supérieures qui ne tolèrent pas une déshydratation aussi poussée.

Les végétaux reviviscents sans racines (Mousses, Lichens) sont ainsi capables de coloniser, en présence temporaire d'eau, des substrats très secs et compacts : rochers, murs, troncs ou



La plupart des Mousses sont reviviscentes. Ici une mousse typique des dunes littorales, *Tortula ruraliformis*, aux feuilles crispées et brunes à sec (à gauche du cliché) étalées et d'un vert jaunâtre après la pluie (à droite du cliché, après réhumectation).

branches des arbres... En outre, la disposition en coussinets denses hérissés de poils permet aux *Grimmia*, Mousses fréquentes sur les murs et les toits, de retenir l'eau entre leurs tiges, d'augmenter la durée de leur imbibition et donc de leur croissance. Nous reverrons plus loin des formes analogues.

Absorber et retenir l'eau efficacement

En milieu aride, la moindre goutte d'eau peut changer le cours de la vie végétale. Les dispositifs améliorant la captation de l'eau favorisent certaines plantes. Le plus simple est la ramification et l'extension extrême du système racinaire, qui exploite ainsi un volume de sol important et peut absorber une grande quantité d'eau. Mais l'eau peut être limitée à la surface après les pluies, ou au contraire n'exister qu'en profondeur. Selon le cas, deux dispositions sont efficaces : un système racinaire extensif, superficiel, rayonnant autour de la plante, capte les moindres pluies ; au contraire, une longue racine pivotante verticale pompe l'eau d'une nappe profonde. Au sein des semi-déserts américains, des Cactées mettent en œuvre le premier dispositif. Le second est utilisé par des Acacias⁶, des Tamaris. Une petite Légumineuse arbustive des cerrados brésiliens, *Andira humilis*, atteint l'eau en période sèche grâce à des racines s'enfonçant à 18 m de profondeur. Chose remarquable, cette plante transpire énormément, dilapidant l'eau qu'elle va chercher si loin ! À une échelle beaucoup plus réduite, des adaptations de même type s'observent sur les sables arides de nos régions. Beaucoup de plantes, comme les Pins, jouent d'ailleurs sur les deux tableaux en disposant d'un double système racinaire.

Faire des réserves d'eau

Nombre d'espèces de milieux arides accumulent de l'eau durant les pluies, permettant la résistance à de futures sécheresses. Parmi elles, citons des arbres au port spectaculaire, les Baobabs et les arbres-bouteilles de diverses régions du monde (*Pachypodium* africains, *Brachychiton* australiens, *Chorizia* du nord-est du Brésil...). Appartenant à des familles variées, ces arbres d'aspects très proches sont des exemples typiques de convergence adaptative : troncs renflés au bois mou contenant beaucoup de tissus vivants riches en eau.

Des végétaux moins obèses possèdent aussi des organes épais, chargés en eau ; on les appelle « plantes grasses » ou, mieux « plantes succulentes » car elles ne contiennent pas la moindre graisse. Les Cactées en sont le type le plus connu. Certaines de ces plantes, américaines à l'exception du seul genre *Rhipsalis*, ont été introduites dans les régions



 **Enracinement profond**, dans les fissures de la roche, de l'Euphorbe cactiforme *Euphorbia balsamifera*. [Tenerife.]



Les célèbres Baobabs africains (du genre *Adansonia*) résistent à la sécheresse en accumulant des réserves d'eau dans leur énorme tronc.



Cactées (*Opuntia* et *Cereus*), sur le littoral des Saintes (Guadeloupe). La famille des Cactacées s'est largement différenciée dans toute l'Amérique tropicale. Un seul genre (*Rhipsalis*) a atteint l'Afrique et même la Réunion.



Euphorbia canariensis (Tenerife) : blessée, la tige laisse écouler un latex blanc, et ses inflorescences sont typiques des Euphorbes.



« Observez la ressemblance d'aspect de ces végétaux en forme de « cierges » épineux peuplant des forêts tropicales sous climat très sec. Cette « convergence » est d'autant plus remarquable qu'elle concerne des végétaux de régions très éloignées, et appartenant à des familles botaniques sans liens entre elles. À gauche [a], il s'agit d'une Didieracée (famille endémique du sud de Madagascar), à droite [b] de la Cactacée *Cephalocereus nobilis* au sud de la Martinique. La convergence se manifeste aussi par la réduction des surfaces transpirantes : feuilles minuscules [a] ou disparues, la tige assurant la fonction chlorophyllienne.

chaudes et sèches de l'Ancien Monde. Dans la zone méditerranéenne comme en Australie, les Cactus-raquettes ou Figueurs de Barbarie (*Opuntia*) sont devenus envahissants. En Afrique, diverses Asclépiadacées charnues (*Caralluma*), et surtout les Euphorbes cactiformes, ressemblent aux Cactées, nouvel exemple de convergence. Pour toutes ces plantes, la succulence concerne les tiges ; en revanche, plus près de nous, ce sont les feuilles qui sont charnues chez les Sedums et les Joubarbes (Crassulacées) ainsi que chez les « Griffes de sorcières » (*Carpobrotus*, Aizoacées), plantes sud-africaines ornementales qui, échappées des jardins, sont devenues de dangereux envahisseurs sur le littoral sud-européen.

Dans les tissus de ces succulentes, l'eau est fortement retenue par des mucilages, mais cela ne suffit pas à les mettre à l'abri de la dessiccation. Tiges et/ou feuilles charnues sont en outre revêtues d'une cuticule imperméable, réduisant au maximum les pertes d'eau, mais modifiant leurs échanges gazeux (notamment pour le CO_2), qui sont alors commandés par des réactions biochimiques particulières. Ces plantes sont connues sous le nom de plantes CAM (Crassulacean Acid Metabolism).

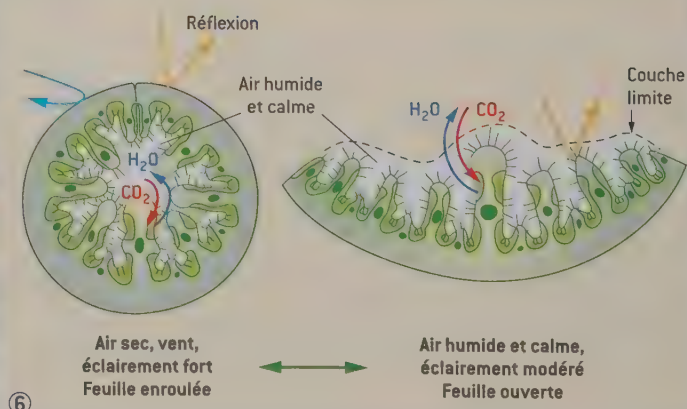
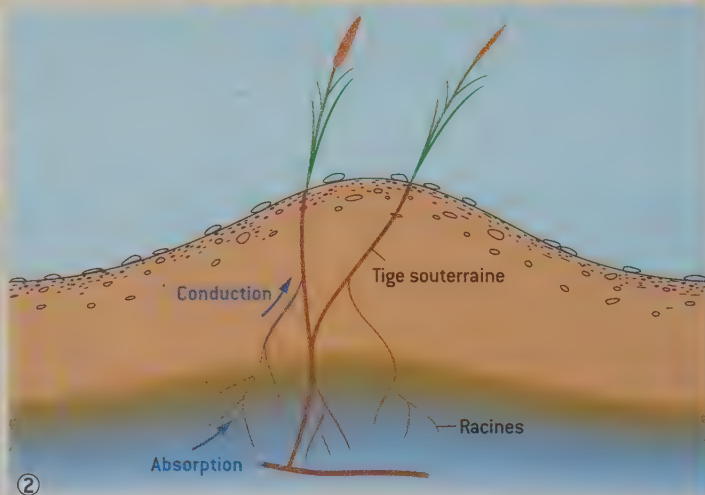
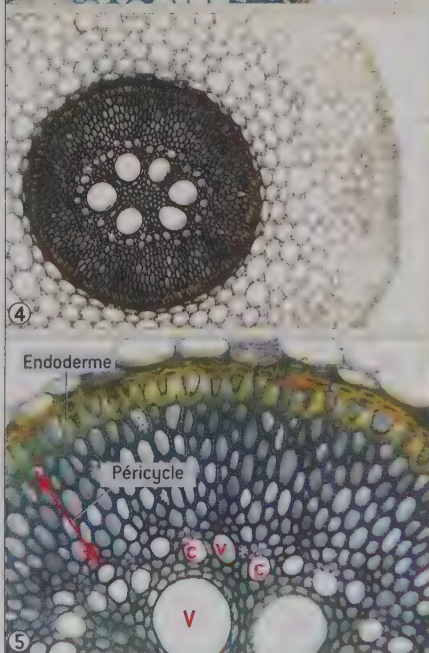
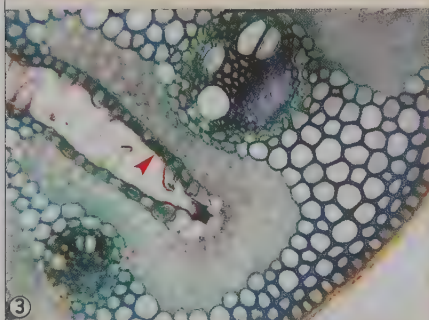
Combattre le gaspillage de l'eau

Comme nous l'avons vu à propos de l'autotrophie (cf. chap. 4), un flux d'eau traverse la plante. Il assure, par la circulation de la sève, le transport des substances utiles, mais aussi les interrelations entre les différents organes. En atmosphère sèche, cette circulation tend à s'accélérer par suite de la transpiration végétale, perte d'eau par les stomates et à travers l'épiderme des feuilles, quand la cuticule n'est pas imperméable. La fermeture des stomates met un frein à la transpiration, mais réduit du même coup l'intensité de la photosynthèse. D'où le dilemme

L'Oyat, un « classique » des adaptations à la sécheresse

L'Oyat (*Ammophila arenaria*) est ancré dans le sable (1 et 2). Coupe dans une feuille d'Oyat (3) : les stomates se trouvent au fond de cannelures sur la face supérieure des feuilles (flèche). Celles-ci peuvent, lorsque l'air se dessèche, s'enrouler complètement, maintenant ainsi une atmosphère confinée, plus humide (6).

L'Oyat absorbe l'eau dans les couches profondes du sable. Traversant des couches de sable sec, l'eau a tendance à sortir de la racine. Des coupes transversales de racines (4 et 5) montrent que de nombreuses couches de cellules aux parois épaisses et lignifiées, empêchent cette déperdition d'eau. Dans les racines, les sèves sont conduites dans des vaisseaux (V) (sève brute) et des tubes criblés (C) (sève élaborée).



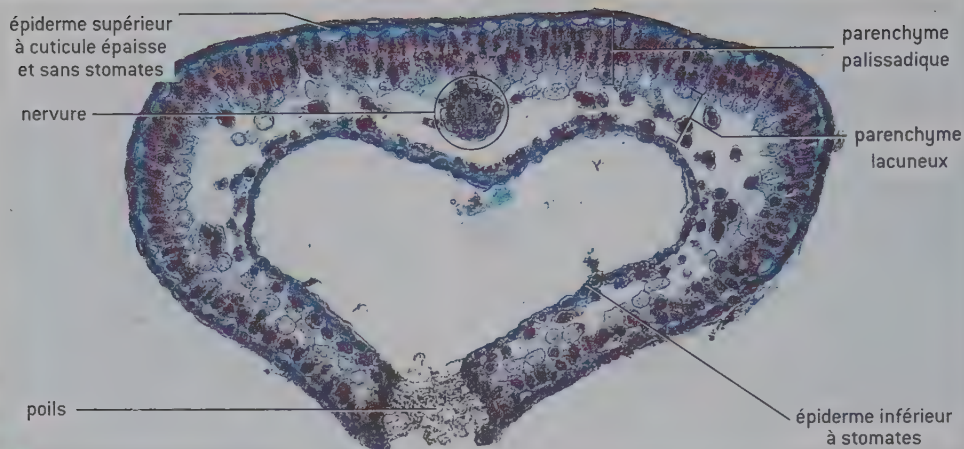
suivant pour les plantes vivant sous des climats secs : faire circuler l'eau des racines aux stomates, au risque de se dessécher, ou bien ne pas utiliser d'eau, mais alors cesser de croître en assurant juste la survie. Ces deux situations se réalisent au gré de la disponibilité en eau, mais le végétal qui la gaspille ne peut survivre. En cas de sécheresse, il doit utiliser une quantité d'eau réduite tout en maintenant une photosynthèse effective. Les «succulentes» y réussissent pleinement : leur cuticule imperméable limite leur transpiration aux seuls stomates. Ceux-ci, qui s'ouvrent en pleine lumière chez la plupart des espèces, sont au contraire fermés au cours de la journée. Pas plus que la vapeur d'eau, le CO_2 ne peut les franchir, mais il est alors stocké dans la plante sous forme d'acides organiques et utilisé pour la photosynthèse. Ainsi, ces plantes présentent une remarquable adaptation à l'alternance de journées ensoleillées et arides, où elles vivent en autarcie pour le CO_2 et pour l'eau, et de nuits où l'humidité atmosphérique, relativement forte, réduit la perte d'eau alors que les stomates sont ouverts.

En effet, un facteur essentiel de la vitesse de la transpiration tient à la différence d'humidité entre l'atmosphère et les cavités internes de la plante, lacunes situées généralement sous l'épiderme foliaire. Un nombre impressionnant de dispositifs anatomiques tend à maintenir un air humide de part et d'autre du stomate, réglant ainsi la vitesse de la transpiration selon l'ouverture de l'ostiole. Quels que soient ces dispositifs, les modifications du microclimat au voisinage immédiat des stomates tendent à maintenir l'air immobile : il peut alors rapidement se saturer de vapeur d'eau. Chez de nombreux xérophytes, plantes dont la structure leur confère une grande résistance à la sécheresse (ex. dans les aiguilles de Pins ou les tiges de l'Aphyllanthe), les stomates sont enfoncés en des puits microscopiques abrités du vent, où peut se maintenir une certaine humidité. Chez le Laurier-rose, ils sont groupés dans des cryptes presque fermées tapissées de poils. La Camarine (*Empetrum hermaphroditum*), qui croît dans des stations soumises à des vents violents et desséchants (hautes montagnes, littoral nordique...), a des feuilles vernissées étroitement repliées vers la face inférieure, ne laissant passer l'air que par une fente étroite bordée de poils blancs, et limitant un espace intérieur où les stomates peuvent effectuer les échanges dans un air calme et humide.

L'Oyat de nos dunes maritimes «perfectionne» ce dispositif. Planes en période humide et calme, ses feuilles sont en période sèche et/ou de vents violents étroitement pliées vers la face supérieure, où les stomates sont localisés au sein de profonds replis longitudinaux. Comme chez la Camarine, l'air est ainsi «piégé» dans une cavité où les



 **Coussinets blancs de l'Immortelle** (*Helichrysum microphyllum*) et rougeâtres de *Limonium* cf. *acutifolium*, deux formes de résistance aux pertes d'eau. (Falaises de Bonifacio, Corse du sud.)



Feuille de Camarine noire (*Empetrum nigrum* L., famille *Ericaceae* ou *Empetraceae*). Coupe transversale x 100. C'est une plante de tourbière ou de terre de bruyère, à l'extérieur des espaces arborés. Ces deux milieux sont caractérisés par une sécheresse élevée, une absorption racinaire de l'eau difficile et l'action desséchante du vent. Le limbe de cette feuille bifaciale est replié; ses bords sont rapprochés et pratiquement soudés par un épais enchevêtrement de poils: la surface assurant la transpiration est ainsi réduite, car le limbe délimite une chambre où se trouvent les ouvertures stomatiques et dans laquelle l'air est lentement renouvelé.

échanges gazeux se font en atmosphère humide et calme, alors que la plante est soumise à l'aridité et à la violence des vents marins.

Chez d'autres végétaux, le maintien des conditions optimales au voisinage des stomates est simplement réalisé par un feutrage de poils revêtant feuilles et tiges; de nombreuses plantes d'altitude (Edelweiss...), méridionales (Lavandes, Cistes...) ou littorales (Diotis...) en sont des exemples.

Ce revêtement de poils a parfois d'autres effets: chez la Matthiole des dunes maritimes, épais et compact, il la protège de la percussion des grains de sable. Chez certaines Cactées, comme les *Pilocereus*, ces poils d'un blanc réfléchissant, denses et très longs, ressemblant à une chevelure, évitent à la plante un échauffement trop intense.

Le degré de déshydratation à partir duquel les stomates commencent à se fermer dépend des espèces et détermine leur aptitude à supporter la sécheresse. Le Chêne-vert par exemple ferme ses stomates beaucoup plus rapidement que le Chêne pubescent. Conservant mieux son eau, il peut supporter une plus longue période sèche, durant laquelle sa photosynthèse est alors peu importante: il attend pour croître le retour de conditions hydriques favorables. Dans la même situation, le Chêne pubescent continue de perdre de l'eau. Il ne peut donc coloniser les stations sèches où prospère le Chêne-vert.

Subir la sécheresse « accidentelle »

Des « coups de sécheresse » provoquent des dommages plus ou moins marqués selon les plantes, les espèces spontanées ou cultivées réagissant de façons différentes. Pour l'agriculteur, la sécheresse provoque une baisse de débit de la sève élaborée au moment où les substances nutritives s'accumulent dans le grain ou le tubercule. En fait, les plantes culti-

vées sont des « monstres assistés », à la différence des espèces sauvages adaptées de longue date aux fluctuations aléatoires du climat. Dans la nature, une sécheresse inhabituelle a pour celles-ci des conséquences moindres : même desséchées, les espèces vivaces pourront repartir de leur souche et toutes, notamment les annuelles, seront éventuellement relayées par la germination de graines contenues dans le sol. Cependant, cette faiblesse passagère peut être mise à profit par l'arrivée d'autres espèces plus compétitives, mais aussi par des parasites profitant de l'affaiblissement de la plante pour forcer ses défenses. Une période plus humide rétablit en général la situation antérieure.

Cependant, des mécanismes semblables peuvent aboutir à des changements de flore. Les limites d'aire de diverses espèces sont modifiées lors de variations progressives et de même sens du climat. Ainsi, au Sahara, au cours des derniers millénaires, le passage d'une phase pluviale à la période aride actuelle a fait disparaître les pâturages dont les peintures rupestres des Tassili apportent aujourd'hui le témoignage.

Dans les régions où la sécheresse est une composante normale du climat, cette contrainte a sélectionné la végétation. Garrigues, brousses d'épineux, steppes... évoquent cette ambiance. Les végétaux vivant dans ces milieux sont les seuls capables d'utiliser au mieux la faible quantité d'eau disponible. De plus, la période sèche provoque la chute des feuilles chez de nombreuses espèces : la surface évaporante de la plante est ainsi réduite, ce qui la protège d'une plus grande déshydratation.

Avant même la saison sèche, un mécanisme analogue s'observe chez l'Euphorbe arborescente (*Euphorbia dendroides*) arbuste des secteurs les plus chauds de la région méditerranéenne. À l'approche de l'été, il se dépouille de ses feuilles et passe la saison aride sans risque de déshydratation. Ce phénomène de « préadaptation », observable sur d'autres plantes des mêmes régions, est sans doute lié à d'autres facteurs saisonniers que la pluviosité.



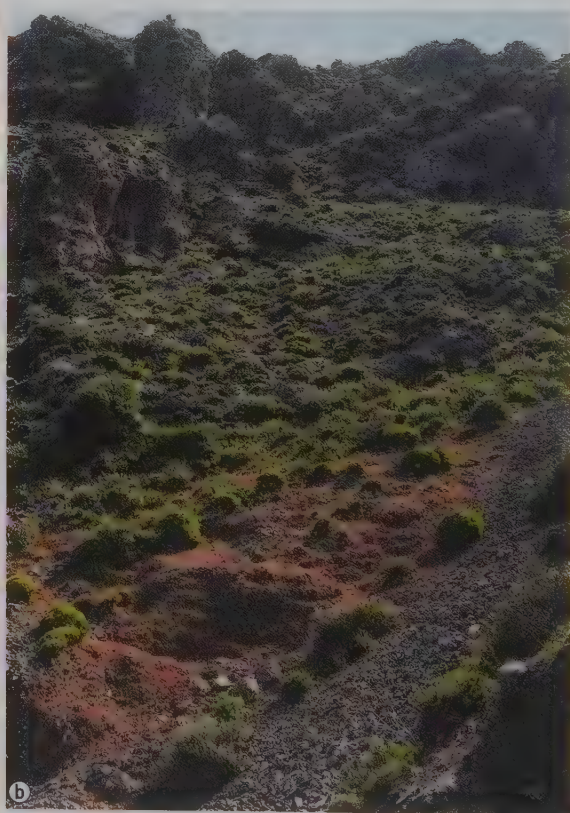
Au nord de Majorque (Cala Boquer), en milieu très sec, paysage de plantes en coussinets. Les plus visibles sont l'Astragale des Baléares, Légumineuse endémique hérissée d'épines. Elle résiste ainsi à la dent des Moutons et contribue à protéger le Palmier nain [à gauche] ; cependant, son port prostré favorise l'installation d'une Cuscuta qui l'enserme et peut la détruire [touffes rougeâtres au second plan].

De la géométrie de la Tortue à celle du Hérisson

Comment réduire la surface de contact où se font surtout les pertes d'eau ? Les mathématiciens savent que la sphère est la forme présentant le minimum de surface pour un volume donné. Bien qu'ignorantes de la géométrie, les plantes qui survivent dans les milieux les plus arides sont naturellement celles qui tendent à cette forme idéale : pour un même volume, l'organisme vivant présente la surface transpirante la plus faible. Dans l'ouest des États-Unis, une Cactée, *Lophocercus schottii*, a des côtes de moins en moins marquées à mesure que les conditions d'aridité augmentent. Les formes des diverses populations de cette espèce sont génétiquement fixées ; ce sont des écotypes sélectionnés en fonction de l'intensité de la sécheresse. Naturellement, à cette adaptation morphologique s'ajoute celle, fondamentale, concernant la photosynthèse des Cactées, évoquée précédemment.

Affectant des espèces de familles très diverses, les formes en boule, en coupoles ou en coussinets confèrent un aspect très particulier à de nombreux paysages végétaux revêtant les rocailles arides, exposées au vent et au plein soleil. Les pôles de sécheresse que sont pour la France le cap Croisette, près de Marseille, et le littoral sud de la Corse, offrent de magnifiques exemples des convergences de formes de cette flore spécialisée, mais ces paysages se retrouvent en bien d'autres sites du monde entier.

Les plantes qui gardent une vie active durant la saison sèche sont généralement coriaces ; ce sont des **Sclérophytes**. Les parois de leurs cellules sont épaisses, rigides, lignifiées. Ces cellules de petites



 Quelques exemples entre mille de plantes capables de survivre à la fois à l'extrême sécheresse et au surpâturage millénaire qui a modelé la végétation méditerranéenne. **a. L'Astragale de Marseille** (*Astragalus massiliensis*, Fabacée épineuse) sur les rochers calcaires arides du littoral ouest-méditerranéen. **b. Les touffes sphériques** d'*Euphorbia acanthothamnus* (voir détail p. 187) [Crète].

dimensions gardent un volume constant, ce qui entrave le départ de l'eau et les empêche de s'affaisser par fanaison. Par ailleurs, certaines, comme les Filaires ou les Cistes, fonctionnent avec une faible hydratation cellulaire, ce qui accentue leur capacité à coloniser des régions sèches. Quand elles croissent en touffes compactes et serrées, elles évoquent la dure carapace de la Tortue. Mais beaucoup se hérissent d'épines, à l'image du Hérisson. Cette défense contre la sécheresse est naturellement aussi efficace contre les herbivores. Ici encore, apparaissent les effets multiples des adaptations des plantes.

Les Sclérophytes ainsi associés, sélectionnés par les contraintes du milieu, appartiennent à des espèces particulières, ou même sont des sous-espèces ou des écotypes de plantes plus exigeantes en eau. Nous verrons dans le chapitre suivant les mécanismes qui ont permis leur apparition. Certaines familles de plantes ou certains genres sont génétiquement prédisposés à vivre en milieu sec. Tous n'en tirent pas forcément profit : ainsi connaît-on des Cactées poussant dans les forêts tropicales hyperhumides. D'autres plantes ont dans leur génotype un potentiel de variations multiples qui s'expriment en fonction du milieu. Ainsi, des Pelargoniums poussant dans un endroit sec et ensoleillé élaborent des feuilles plus petites, plus coriaces, à la cuticule plus épaisse que ceux qui croissent à l'ombre et/ou dans une terre constamment humide. L'accommodation ainsi réalisée mime certains caractères préexistants chez les xérophytes.

De la sécheresse au froid

Nous venons de voir l'Euphorbe arbustive se dépouiller de son feuillage à l'approche d'une période sèche. L'image que nous offrent en hiver le Hêtre ou le Pommier serait-elle le fruit



 **Fleurissant sous la neige**, la fragile Soldanelle perce le névé. (Monétier-les-Bains, Htes-Alpes, fin juin, 2 400 m.)

d'une coïncidence? Alors que la sécheresse est souvent considérée comme liée à la chaleur, elle est également engendrée aussi par le froid: comme tout phénomène physiologique, l'absorption de l'eau par les racines est conditionnée par la température; elle devient difficile dans un sol froid, à plus forte raison si le gel immobilise l'eau. On parle dans ces conditions de «sécheresse physiologique». La chute des feuilles a ainsi pour effet de diminuer considérablement les pertes en eau des arbres ou autres végétaux à feuillage caduc, elle est souvent déclenchée par des facteurs du climat autres que la température, notamment par la diminution de la longueur des jours. Cela explique que, de même que l'Euphorbe précédente, l'arbre semble «prévoir» ce moment difficile puisqu'il se dépouille avant même l'arrivée du froid.

La comparaison avec les végétaux ligneux au feuillage persistant peut être à cet égard un thème de réflexion. Les uns, comme nombre de résineux, sont des xérophytes

à feuilles réduites en aiguilles ou en écailles, dont beaucoup atteignent la haute montagne ou la zone subarctique; mais, dans ces régions, la couverture neigeuse protège le sol des froids intenses et, ainsi, en atténue la sécheresse physiologique. Au contraire des précédents, les végétaux toujours verts à feuilles plus ou moins larges (Chêne-vert, Chêne-liège, Arbousier ou autres arbres à «feuilles de Laurier») se cantonnent aux régions d'hivers doux. Ils souffrent de soif les années où le sol gèle, notamment si le soleil, frappant leurs feuilles, provoque l'ouverture des stomates et accroît dangereusement leur transpiration. Le Lierre lui-même ne pénètre pas dans les régions les plus froides d'Europe.

Les arbres à feuillage caduc ont ainsi une grande marge de tolérance au froid du sol. Par ailleurs, dans les régions les plus septentrionales, ils supportent sans problème les longues nuits hivernales: dans le nord de la Norvège, les Bouleaux occupent le terrain plus fréquem-



Gentiana alpina : la lumière pénètre largement dans sa corolle translucide (plateau d'En-Paris, Htes-Alpes, 2 400 m).



Gentiana kochiana : la corolle maculée de noir absorbe la chaleur solaire; par sa forme parabolique, elle concentre les radiations thermiques vers l'ovaire où s'élaborent les graines, espoir des générations futures (Lautaret, Htes-Alpes, 2 300 m).

ment que les résineux. Tous ces végétaux ont été sélectionnés durant des millénaires par les conditions climatiques de leurs milieux. Seuls subsistent ceux dont la forme, la structure et la physiologie sont compatibles avec ces conditions. Leur «génie» ne cache nulle intention, mais résulte de la longue mémoire de leurs chromosomes.

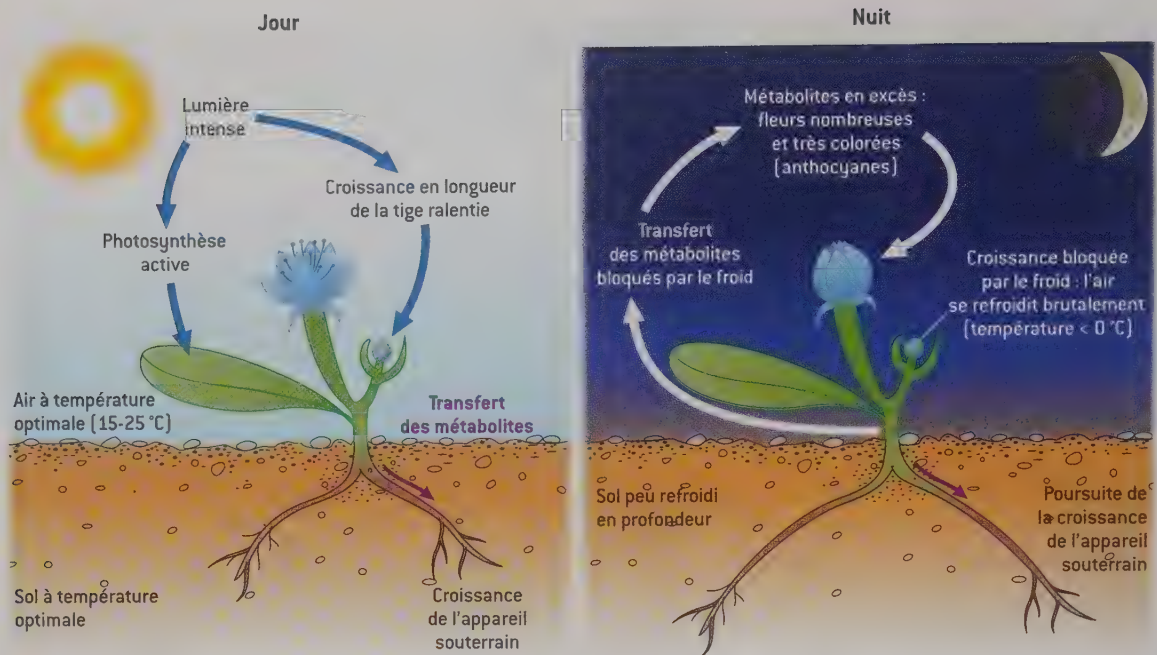
Les végétaux ligneux ne sont pas les seuls à réagir à la sécheresse due au froid. On y retrouve (avec quelques remarquables exceptions) des adaptations mimant celles des xérophytes en haute montagne, surtout là où la couverture neigeuse est médiocre ou nulle, notamment sur les parois rocheuses. C'est là que l'on observe les Génépis laineux, les Saxifrages à feuilles coriaces, les Androsaces et le Silène acaule en coussinets hémisphériques. Chose curieuse, il s'agit pour ce dernier d'une simple apparence: des mesures précises ont montré qu'il transpire beaucoup. Ses besoins en eau sont grands, mais, comme nombre de plantes alpines il est capable de la rechercher loin en profondeur. Mais cette soif intense lui permettrait-elle de résister s'il ne croissait pas en coussinets serrés ?

Ce ne sont pas seulement des «jours meilleurs» qu'attendent les plantes de l'étage alpin, mais également, durant l'été, des «heures meilleures»: chaque période de vingt-quatre heures voit pour elles succéder au froid le plus intense l'enfer de l'insolation maximale; les écarts thermiques quotidiens peuvent dépasser 50 °C.

Paradoxalement, des conditions aussi extrêmes ont permis aux



Plantes dont les feuilles sombres absorbent rapidement le rayonnement solaire. Coriaces et plaquées au sol, elles offrent aussi peu de prise à la sécheresse et au froid. **a.** *Diapensia lapponica*, caractéristique de la toundra sèche subarctique. [Povungnituk, Québec.]; **b.** *Saxifraga retusa* (Alpes, étage alpin); **c.** *Loiseleuria procumbens* (Alpes, étage alpin).



Effet des alternances journalières de températures sur les Chasmophytes alpins.

plantes de hautes altitudes d'acquérir une organisation leur assurant pleine résistance à ces contraintes, sans pour autant que les lois de la physiologie végétale soient en rien changées ou contournées... N'est-ce pas « génial » ? Voyons maintenant, avec G. Lascombes, ce qu'il en est par un beau jour d'été, à 3 000 m d'altitude. En pleine lumière, la photosynthèse de chaque plante est naturellement active, et les températures élevées permettent la distribution de la sève nourricière à toutes les parties du végétal. On sait, par ailleurs, que l'éclairement intense freine fortement ou même annule la croissance des tiges; en revanche, celle des organes souterrains, abondamment nourris, peut se poursuivre. Vient la nuit, qui stoppe naturellement la photosynthèse, mais, à l'obscurité, s'ajoutent ici les effets du froid rigoureux de l'atmosphère; impossible le jour, la croissance des organes aériens est donc également bloquée: la plante ne peut que rester naine. En revanche, les températures ne s'abaissent que modérément en profondeur, de sorte que la croissance des racines est possible et leur permet d'atteindre patiemment plusieurs mètres de profondeur, où elles peuvent trouver de l'eau et l'absorber à l'abri du froid.

En dépit de l'importance de cette croissance souterraine, le bilan des substances organiques fabriquées par les plantes alpines est largement excédentaire, les besoins des organes aériens étant naturellement minimes. Le bilan énergétique est équilibré par la formation des fleurs, souvent nombreuses et/ou grandes, et dont les couleurs souvent vives, notamment s'il s'agit d'anthocyanes bleues ou rouges, témoignent de la pléthore des sucres. En outre, l'organisation de beaucoup de ces fleurs favorise les conditions optimales de la reproduction. Leurs couleurs éclatantes attirent les Insectes pollinisateurs. Chez la Gentiane acaule, les macules bleu-noir de la corolle élèvent la température interne de 2°C par rapport à celle d'une fleur blanche. En outre, la forme



Une foule de plantes naines pare de couleurs éclatantes les rochers (a à e) et les prairies (f) des hautes montagnes. Les exemples suivants concernent la flore des Alpes occidentales. a. Œillet négligé (*Dianthus pavonius*); b. Primevère du Piémont (*Primula pedemontana*); c. Saxifrage à feuilles opposées (*Saxifraga oppositifolia*); d. Campanule du Mont-Cenis (*Campanula cenisia*); e. Gentiane printanière (*Gentiana verna*); f. Aster des Alpes (*Aster alpinus*).

parabolique de la corolle concentre vers l'ovaire les rayons solaires. Ainsi, l'effet normal de la photopériode et de la thermopériode a permis aux plantes alpines de triompher de conditions extrêmement rudes, de parer la haute montagne d'un somptueux manteau floral, et, par leur puissant enracinement, de jouer un rôle essentiel dans la protection des substrats contre l'érosion. Il est à noter que quelques espèces alpines, soumises aux mêmes contraintes, ont un port différent (voir p. 219).

Une succession écologique liée à l'histoire

Les contraintes écologiques exercent ainsi une rigoureuse action sélective sur les végétaux. À mesure que l'un de ces facteurs devient excessif ou, au contraire, insuffisant, la succession des formes biologiques végétales se présente de façon analogue. Les arbres occupent les milieux les plus favorisés par la pluviosité et les températures. Le froid leur interdit l'étage alpin, et la sécheresse les confine aux oasis sahariennes, à l'exception de quelques rares espèces relictuelles (un Olivier, un Cyprés endémiques) survivants de la dernière période humide. Au-delà des limites écologiques des arbres ne subsistent que des végétaux de plus en plus petits, qui à leur tour s'effacent au profit des Mousses, des Lichens, enfin de Procaryotes (Cyanobactéries, Bactéries). Les étonnantes capacités de

résistance des Bactéries aux températures extrêmes ont été observées aussi bien au voisinage des émissions fumerolliennes d'Islande que près des « fumeurs noirs » dans les profondeurs de la dorsale atlantique.

Ces séquences reproduisent, avec quelques variantes, les phases de la conquête végétale aux premières époques géologiques (*cf.* chap. 7), des Procaryotes précambriens aux premiers Ptéridophytes siluriens et à la grande forêt carbonifère, comme si les processus évolutifs avaient accompagné l'atténuation de la rigueur des contraintes écologiques.

Ainsi, les multiples adaptations du végétal à son environnement lui ont permis de conquérir l'espace. Voyons maintenant comment elles ont pu s'inscrire dans le patrimoine héréditaire.

10 Le génie de l'évolution végétale

*Ceux qui r'viendront pavillon haut
Good bye farewell (bis)
Ça s'ra du fin choix d'matelots...
* Chant des cap-horniers*

À l'exception des déserts totalement glacés ou arides, les végétaux ont su conquérir tous les milieux du globe, en dépit des perpétuelles transformations, parfois catastrophiques, subies par la biosphère depuis deux milliards d'années. L'étude de la flore actuelle montre que les divers groupes de plantes évoqués au chapitre 2 se sont d'autant plus diversifiés que les milieux qu'ils occupaient étaient eux-mêmes plus variés.

À milieux variés, flore diversifiée

L'espace marin, milieu tamponné, présente un éventail de contraintes écologiques moins grand que le continent, dans la tranche d'eau océanique où pénètre la lumière, et où se localisent les végétaux chlorophylliens. C'est là, et sur les rivages maritimes temporairement immergés (estran) que dominent les Algues. Alors que le nombre de Spermaphytes (cf. chap. 2) est évalué à 300 000, seulement une trentaine d'espèces, notamment les Zostères, largement répandues dans l'hémisphère boréal,



Sur les falaises calcaires des côtes normandes battues par les embruns, le *Senecio helenitis* se présente sous une forme génétique laineuse, sans doute endémique (subsp. *candidus*).

peuplent l'espace infralittoral (les vases salées d'estran et les mangroves sont un peu plus riches). L'océan mondial atténue fortement les variations de températures liées à la latitude et aux saisons : il permet une large dissémination des organismes, favorisée en outre par les courants marins. Aussi les Algues, en particulier, ont-elles une vaste répartition, liée surtout aux grandes zones climatiques : Laminariales dans les mers froides, Dictyotales sous les tropiques... Seuls, les territoires marins plus ou moins confinés ont une végétation ou une flore marine originale. Ainsi, la Monocotylédone *Posidonia oceanica* est, en dépit de son nom, strictement localisée au bassin méditerranéen, où ses « herbiers » ont une importance biologique essentielle (voir p. 29).

L'extrême richesse de la flore terrestre (cf. chap. 2) répond à l'immense diversité des milieux continentaux. Les fortes variations climatiques déterminées par la latitude (zonation), l'altitude (étagement), la continentalité, elles-mêmes modulées par le relief, enfin la diversité des substrats... déterminent sur les terres émergées une mosaïque de biotopes, chacun avec son peuplement propre. Cette diversité originelle a, en outre, largement subi l'influence de l'Homme. Nous verrons au chapitre suivant comment il l'a d'abord augmentée, dès le Néolithique, sous l'effet de ses troupeaux et de ses cultures, étendant ou créant prairies, bocages, champs, savanes, landes... Trop souvent maintenant, les actions humaines deviennent au contraire banalisantes et destructrices, menaçant gravement la biodiversité de la flore comme celle de la faune.

À mêmes conditions écologiques, pourquoi une flore différente ?

De façon surprenante au premier abord, force est de constater que des milieux aux conditions écologiques apparemment identiques ont une flore d'autant plus différente qu'ils sont plus éloignés. Les territoires géographiquement isolés (îles de toutes dimensions, montagnes entourées de plaines...) ont toujours un cortège particulier d'espèces originales, animales comme végétales, surtout si les interventions humaines banalisantes sont restées modérées.

Les exemples de tels faits sont innombrables. Ainsi, pourquoi l'Épicéa commun (*Picea abies*) ou l'Arolle (*Pinus cembra*) abondants dans une grande partie des Alpes, sont-ils absents à l'état naturel des forêts d'altitude pyrénéennes ? Les caractères écologiques de ces forêts ne sont pas en cause, puisque les plantations d'Épicéas réussissent très bien dans les Pyrénées. Des données paléontologiques, notamment l'étude des pollens fossiles, démontrent que l'Épicéa était présent en Europe centrale à la fin de la dernière période glaciaire. Il a étendu spontanément son territoire vers l'ouest, et a atteint les Alpes occidentales quelques siècles seulement avant notre ère. Son arrivée tardive l'a empêché de coloniser la totalité des Alpes occidentales, et a fortiori d'atteindre les Pyrénées. L'histoire des migrations végétales, conditionnées par les alternances de périodes glaciaires et chaudes au cours du Quaternaire, permet souvent de comprendre l'origine du peuplement végétal, arboré, ou la répartition de certaines espèces liées aux fluctuations climatiques (voir l'encadré ci-contre).

Notons cependant que ces observations n'apportent pas d'explications sur la formation des espèces en cause. La question se pose particulièrement à propos d'espèces dites **endémiques**, strictement localisées à un territoire restreint, parfois minuscule



L'isolement antéquatenaire des populations végétales a provoqué la formation de nombreuses endémiques dans la région méditerranéenne. Exemples de différenciation d'espèces endémiques de Pivoines : *Paeonia clusii* (a, Crète) ; *Paeonia broteroi* (b, sud de la péninsule Ibérique)



La naissance de sous-espèces d'Armérie

Deux espèces d'Arméries d'aspect presque identique (*Armeria maritima* au sens large), sont présentes en France. L'une, l'Armérie maritime, fleurit le littoral rocheux battu par les embruns, de la Vendée à la mer du Nord. La seconde, l'Armérie des Alpes, peuple les pelouses sèches à l'étage alpin. Pourquoi cette séparation entre les populations de ces deux plantes, dont les caractères sont si proches ? Or, une forme voisine, l'Armérie de Sibérie, croît dans la toundra circumpolaire

arctique. Lors de la dernière glaciation, cette Armérie (ou sa sœur...) a pu vivre en Europe occidentale alors largement dépourvue d'arbres. Strictement héliophiles, ces plantes ont disparu là où la forêt a repris possession du terrain lors du recul des glaciers. Elles ont été refoulées vers les biotopes hostiles aux arbres, et leur aire s'est fragmentée en « isolats » où chacune de ses populations a acquis au cours du temps quelques caractères originaux. Sur la frange littorale et les hautes



Dans les alpages du Galibier, vers 2600 m *Armeria maritima* subsp. *alpina*.



Couronnant les falaises maritimes des côtes armoricaines *Armeria maritima* subsp. *maritima*.

montagnes se sont ainsi différenciées les espèces actuelles : *Armeria maritima* subsp. *maritima* et *Armeria maritima* subsp. *alpina*. Il existe d'autres isolats sur des stations non boisées, par exemple les populations de la subsp. *halleri*, qui occupe en Europe occidentale quelques clairières sur des sols pollués par des métaux lourds (plomb, zinc) : affleurements de serpentine ou résidus miniers, où cette Armérie est accompagnée de toute une florule de « métallophytes » ou « plantes calaminares »¹ (voir p. 225).



La Violette de Rouen (*Viola hispida*) est localisée dans le monde à quelques éboulis crayeux, naturels ou artificiels, aux environs de Rouen.



Iris cengialtii, superbe espèce endémique, ne s'observe que dans une toute petite région des Alpes orientales italiennes (Carnie).

(cas de la Violette de Rouen, *Viola hispida*) étroitement localisée au sud-est de cette ville ou géographiquement un peu plus étendu (cas du *Physoplexis comosa* des Dolomites, du Chou de Richer (*Brassica richeri*) ou de la Bérardie (*Berardia subacaulis*), occupant une aire un peu plus vaste dans les Alpes méridionales.

Cette localisation n'a pas de cause écologique, la plupart des endémiques pouvant être cultivées en de nombreux jardins botaniques. En revanche, on constate que plusieurs espèces endémiques, appartenant à des familles de plantes différentes, sont souvent présentes sur un même territoire, leur nombre étant d'autant plus grand que ce territoire a été plus anciennement isolé. Les îles offrent d'innombrables exemples propres à conforter cette idée... Ainsi, on estime que dans leur totalité les Îles Britanniques ne possèdent que quelques espèces (ou sous-espèces) endémiques alors que, selon J. Gamisans, la Corse en compte 126. La flore spontanée des Canaries comporte un tiers d'endémiques, elles en représentent 72 % en Nouvelle-Zélande.



Localisée aux hautes altitudes des Alpes du sud, dans des éboulis calcaires en voie de fixation, *Berardia subacaulis* (Asteracée) aux larges feuilles de forme très particulière, appartient à un genre endémique ne comptant qu'une seule espèce. Plante d'origine très ancienne (Tertiaire ?), ses plus proches parents sont localisés aux montagnes de l'est africain.



On connaît un grand nombre d'endémiques représentées par des genres comportant une seule espèce (genres monospécifiques), ce qui implique l'origine ancienne de ces plantes. **a.** *Morisia hypogaea* (Corse, Sardaigne) ; **b.** *Ebenus cretica* (Fabacée, Crète) ; **c.** *Physoplexis comosa* (Campanulacée, Dolomites, Alpes orientales).

Les endémiques des milieux « ouverts »

Dans la zone tempérée européenne, largement parcourue par les migrations végétales, les milieux difficiles, où la flore banale n'a pu pénétrer et où l'Homme a renoncé à établir ses cultures, sont propices à la différenciation et/ou à la conservation des endémiques. Il s'agit essentiellement de milieux littoraux (dunes, rochers) et, surtout en montagne, des éboulis, des crêtes et falaises rocheuses épargnées, au moins en partie, par les glaciations.

Ces endémiques peuvent être des formes génétiques nouvellement apparues, qui alors n'ont pas subi de concurrence, ou au contraire, des espèces anciennes (paléo-endémiques) selon C. Favarger, ayant survécu en l'absence de plantes banales compétitives. La Bérardie des éboulis calcaires sud-alpins d'altitude élevée (*Berardia subacaulis*) en est un exemple particulièrement typique. Elle accompagne d'autres endémiques, dont la Pensée du Mont-Cenis (*Viola cenisia*) ; ses longs rhizomes lui permettent de supporter la mobilité des éboulis.



Cette curieuse Campanulacée (*Musschia aurea*), qui affectionne les parois rocheuses, est endémique de l'archipel de Madère. Remarquez la disposition des stigmates, qui témoigne d'une possibilité d'« autopolinisation de secours » comme chez les Campanules (voir p. 60).

Que nous dit Darwin ?

Comment se sont formées ces plantes ? Les espèces endémiques (aussi bien végétales qu'animales), chacune avec ses exigences écologiques propres, ne sont pas apparues autrement que les autres espèces. Mais les études sur la répartition mondiale des êtres vivants (biogéographie) par Buffon puis Darwin ont ouvert la voie à l'idée d'évolution et à la compréhension des processus de la genèse de nouvelles espèces.



a

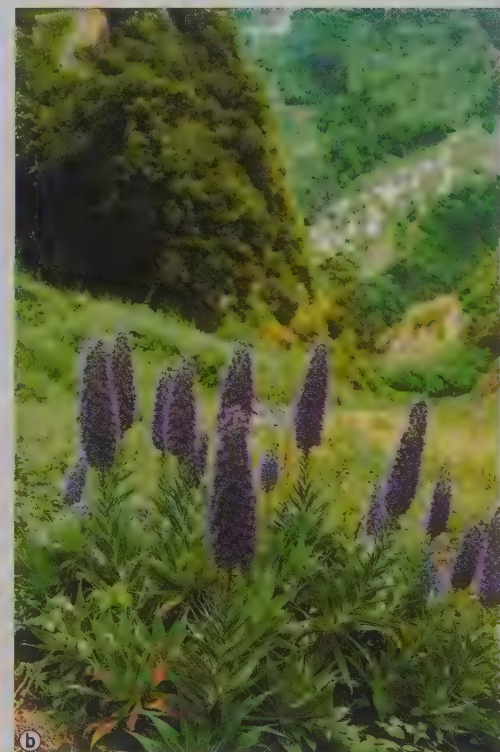


b

Deux espèces-sœurs de Lis endémiques montagnards : a. *Lilium rubrum* (Alpes du sud) ; b. *L. pyrenaicum* (Pyrénées).



a



b

Très isolées, les îles des archipels « atlantides » sont extrêmement riches en endémiques. Les superbes Boraginacées, *Echium wildpretii* (a, Tenerife) et *Echium candicans* (b, Madère) ne peuvent renier leur origine commune.

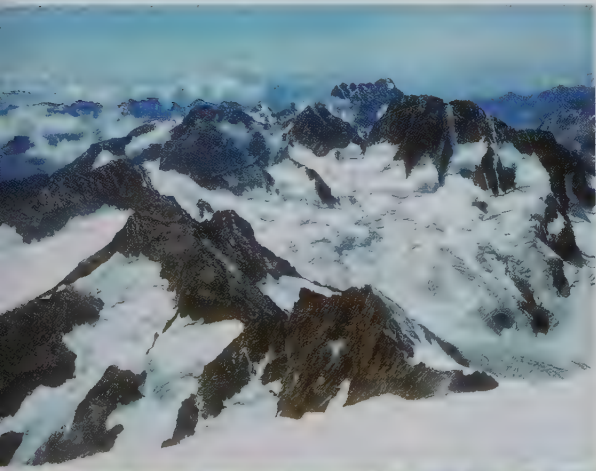
Le second, lors de son voyage initiatique aux Galapagos (1831 à 1836) fit une observation capitale : la localisation dans chacune des îles de cet archipel de formes particulières d'oiseaux, les « Pinsons de Darwin », appartenant à un même groupe de Passereaux. La flore des îles offre de nombreux cas similaires, d'« espèces-sœurs » (ou cousines).

Ces observations ont fourni à Charles Darwin, les bases de la théorie présentée dans son ouvrage *De l'origine des espèces* (1859), étape décisive dans l'histoire de la biologie. Selon cette théorie, une transformation héréditaire apparue spontanément au sein d'une population d'une espèce donnée peut se maintenir et être à l'origine d'une forme génétique nouvelle selon les conditions écologiques du milieu où ce changement s'est produit. Sa réussite suppose que les paramètres du milieu aient varié (sinon, la forme génétique originale reste la plus compétitive) et que ce changement permette la survie de la « nouveauté ». Par ailleurs, celle-ci doit surmonter la concurrence des espèces en place : c'est sans doute pourquoi beaucoup d'endémiques occupent des milieux « ouverts », c'est-à-dire des espaces à couverture végétale très discontinue.

Ces variations de hasard, dont l'existence dans la nature était pratiquement ignorée au temps de Darwin (ce sont souvent des mutations, notion qui n'apparut, avec



Endémiques de milieux ouverts : les dunes mobiles des côtes atlantiques françaises en offrent des exemples significatifs. Ici : Linaire à feuilles de thym *Linaria thymifolia*.



Entre les glaciers, les arêtes rocheuses des hautes montagnes constituent autant d'îles continentales où peuvent se différencier des formes génétiques originales, comme des Androsaces [a. *Androsace vandellii*], le « Roi des Alpes » [b. *Eritrichium nanum*] et les Génépis [voir p. 172]. (Parc national des Écrins, du sommet de l'Ailefroide.)

L'apparition de nouvelles formes de gènes (nouveaux allèles) dans les populations de plantes (ou d'animaux) est le résultat de **mutations**. Celles-ci sont le résultat d'accidents dans la copie de l'ADN, aléatoires ou provoqués par des substances ou des rayonnements mutagènes. Beaucoup de mutations n'ont pas de conséquences immédiates, mais elles peuvent s'accumuler au cours du temps et conduire, au bout de nombreuses générations à des modifications dans l'aspect ou le fonctionnement des êtres vivants. Des formes nouvelles d'un gène peuvent aussi apparaître dans une population à la suite d'une « **migration** ». Il s'agit simplement de l'introduction d'allèles étrangers dans cette population consécutive à l'arrivée d'un individu génétiquement différent issu d'une population voisine (par graines ou propagules végétatives..) ou à l'arrivée de pollen, véhiculant des gènes de provenance plus ou moins lointaine.

Des mécanismes limitent cependant l'augmentation infinie de la diversité génétique. La **sélection naturelle**, contribue à l'élimination des allèles les moins performants, ne laissant que ceux qui n'ont pas d'influence néfaste (allèles neutres)

ou ceux qui favorisent les individus qui les possèdent et qui auront en conséquence une descendance plus nombreuse. La fréquence des allèles dans une population varie de génération en génération. Ces fluctuations résultent de leur échantillonnage aléatoire, lors de la formation des gamètes (méiose) et du hasard de leur réunion lors de la fécondation. Dans les populations à faible effectif, cela conduit au bout d'un grand nombre de générations à la disparition de nombreux allèles ou au contraire à la fixation de certains d'entre eux (pouvant conduire à une spéciation). Ce phénomène, la « **dérive génétique** » contribue aussi à la perte de la diversité : il résulte du hasard des rencontres entre gamètes lors de la fécondation, certains allèles étant perdus, faute d'effectifs suffisants.

Mutation et migration augmentent donc la diversité génétique des populations, sélection et dérive tendent à la contenir ou à la réduire. On comprend que les populations isolées, comportant peu d'individus soient moins polymorphes et présentent une aptitude réduite à surmonter les vicissitudes du milieu. À plus ou moins brève échéance, elles seraient donc vouées à la disparition...

Hugo de Vries, que 50 ans plus tard), ont pu se produire dans d'innombrables cas, de multiples « isolats » pouvant résulter des vicissitudes géologiques ou climatiques (isolement d'îles par transgression marine, ou de massifs montagneux par l'avancée de glaciers...).

La différenciation des sous-espèces d'Armérie maritime nous en a déjà fourni un exemple. Ces formes (sous-espèces, puis espèces) sont d'autant plus distinctes que leur isolement est plus ancien. Les plantes fournissent à cet égard d'innombrables exemples confortant cette idée. Ainsi, deux beaux *Érodiums* endémiques, l'un des Baléares (*Erodium reichardii*), l'autre de Corse et de Sardaigne (*Erodium corsicum*), ont tant de caractères communs qu'ils pourraient être apparus de cette façon, d'autant que les géologues nous apprennent que ces îles tyrrhéniennes étaient réunies au Tertiaire dans un même ensemble continental.

Les variations liées au milieu sont-elles héréditaires ?

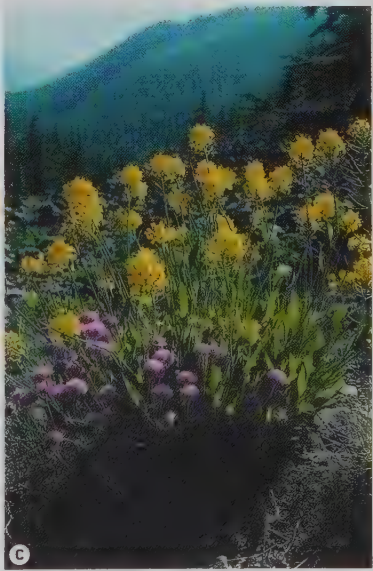
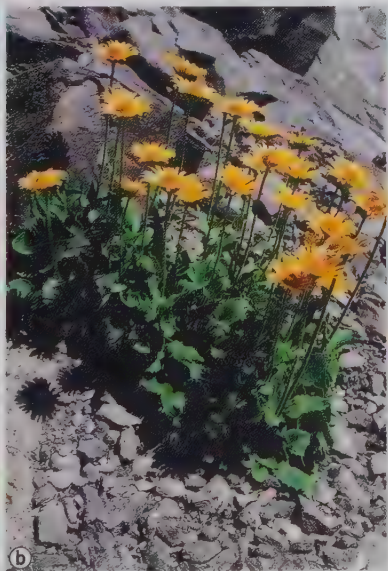
Cinquante ans avant Darwin, J.-B. Lamarck (auteur de *La philosophie zoologique*, 1809) fut le premier à présenter une théorie du transformisme, phénomène nié par la plupart de ses contemporains, et à en proposer une explication scientifique. Pour lui, les conditions écologiques agissent sur la forme et le fonctionnement des êtres vivants, obligés de se plier aux contraintes du milieu. Elles aboutissent ainsi à la transformation héréditaire des organismes. Bien que fondée sur les animaux, la théorie de Lamarck peut être transposée schématiquement en supposant que l'Edelweiss est devenu « laineux » sous l'influence du froid alpin. Certains vont même jusqu'à écrire que cette plante a acquis sa

couverture protectrice «pour» se protéger du froid. Selon Lamarck, le milieu n'est pas un agent de sélection, il est la cause même de la transformation héréditaire, en principe progressive, aboutissant à une nouvelle espèce.

Les biologistes français ont «naturellement» eu longtemps un faible pour les idées de leur compatriote Lamarck. Ainsi, Gaston Bonnier, célèbre botaniste français (1853-1922) a étudié les effets comparés des climats de plaine et de haute montagne sur la morphogenèse végétale. Vers 1885, il a cultivé, sur des sols de même nature, diverses espèces de plantes rigoureusement identiques (procédant du partage de la même touffe), d'une part à Fontainebleau, d'autre part en diverses stations des Alpes et des Pyrénées entre 2 400 et 2 600 m d'altitude. Des espèces de haute taille en plaine (Tournesol, grande Marguerite) prennent des formes naines en haute montagne. Lamarck aurait-il raison? Mais ces transformations sont réversibles (les formes naines de ces plantes retrouvent leur grande taille en plaine), non inscrites dans le patrimoine génétique: il s'agit de simples accommodats.



Accommodat du Pin corse (*Pinus laricio*) au Col de Bavella [Corse], réduit à un tapis sous les effets du vent et du broutage.



Ces plantes de l'étage alpin, photographiées entre 2 500 et 2 800 m dans les Alpes, ont un port qui ne rappelle en rien celui d'une espèce alpine: grande taille, feuilles larges, inflorescence étalée. Leur adaptation aux rudes milieux de vie de l'étage alpin est essentiellement physiologique. **a.** *Adenostyles glabra*, Astéracées; **b.** *Doronicum grandiflorum* Astéracées; **c.** *Brassica richeri* Brassicacées (avec l'Armérie alpine rose).

Des faits comparables concernent les déformations (**anémomorphoses**) de plantes ligneuses soumises à des vents violents et réguliers. Leur dissymétrie est due à la croissance réduite (voire à la mort) des jeunes pousses les plus exposées, sous l'effet du dessèchement, du gel ou, sur le littoral, de l'action toxique des embruns. Ici encore, rien d'héréditaire...

En revanche, on a pu démontrer que les formes rampantes de plusieurs arbustes vivant sur les falaises des côtes atlantiques étaient de véritables adaptations, génétiquement fixées (voir p. 225).

De même, la forme des plantes naines alpines, inscrite dans leur patrimoine génétique, est aussi une adaptation. Elles restent naines, cultivées en plaine. Mais les grandes dimensions de quelques plantes de haute montagne (voir p. 219) qui semblent ne pas réagir à ces contraintes climatiques, sont donc aussi d'origine génétique : elles construisent très rapidement, au cours de la brève période estivale, de hautes tiges et de larges feuilles. L'adaptation de ces végétaux, sans doute purement physiologique, implique une étonnante puissance de synthèse.

En définitive, c'est la théorie de Darwin, éclairée par les connaissances actuelles (néodarwinisme) reposant sur la variabilité des espèces et les effets sélectifs des milieux, qui répond le mieux aux faits observés chez les végétaux.

Dans un monde variable, il faut être variable pour survivre

Au sein de la plupart des espèces, il existe des individus qui présentent des besoins inégaux vis-à-vis de certains paramètres écologiques (édaphiques ou climatiques). Cette variabilité, d'ordre génétique, peut permettre la survie d'une partie des populations de ces espèces quand surviennent des fluctuations durables affectant leur biotope. Ainsi, la raréfaction progressive de la pluviosité dans une région donnée n'y laissera subsister, au sein de chaque espèce présente, que les individus génétiquement les plus résistants à la sécheresse. Contrairement à ce qu'avait envisagé Lamarck, cet effet sélectif du milieu n'implique nullement que le facteur écologique en cause soit à l'origine de la variation héréditaire constatée ; on doit admettre que cette résistance à la sécheresse existait préalablement dans le patrimoine génétique des individus survivants.

Cette remarque s'applique sans doute à tous les caractères adaptatifs, morphologiques ou physiologiques, sélectionnés sous l'effet du milieu. Ainsi, les similitudes d'aspect observables chez de nombreuses formes littorales prostrées, chez les plantes en coussinet des hautes montagnes, et dans beaucoup d'autres cas supposent que ces caractères adaptatifs convergents aient pu préexister au sein de lignées végétales indépendantes.

La variabilité génétique est l'une des conditions de la survie des espèces et constitue, associée aux processus de sélection, un puissant facteur d'évolution. Cette variabilité revêt de multiples aspects :

- les changements peuvent porter sur la couleur : la corolle de la Linaira des Alpes, habituellement bicolore, peut être monochrome. L'Iris nain méditerranéen (*Iris chamaeiris*) présente de nombreuses variations de coloris pouvant peut-être orienter le choix des pollinisateurs ;
- la morphologie peut être affectée :



L'iris nain provençal, *Iris chamaeiris*, a des couleurs très variées (ici, trois exemples).



Le Lis orangé (*Lilium bulbiferum*) est pourvu de bulbilles dans les Alpes orientales (subsp. *bulbiferum*, **b**), et en est dépourvu plus à l'ouest (subsp. *croceum*, **a**).

- le Lis orangé (*Lilium bulbiferum*) est représenté par deux sous-espèces : la première, *bulbiferum*, des Alpes orientales, possède des bulbilles à l'aisselle des feuilles ; absents chez la seconde (*croceum*), seule présente en France (Alpes, Pyrénées). Les bulbilles de la sous-espèce orientale assurent sa multiplication rapide, même avant floraison, et lui permettent ainsi de supporter la fauche ; elle est fréquente dans les prairies (Dolomites, Frioul...), alors que la sous-espèce *croceum* est cantonnée chez nous à des biotopes beaucoup plus restreints ;

- dans le Jura, les Épicéas des crêtes culminantes présentent une forme caractéristique, «columnaire», leur permettant de résister aux très fortes chutes de neige (voir p. 223) ; ils diffèrent des individus typiques par d'autres caractères, notamment une croissance plus lente qui donne à leur bois une structure particulière, appréciée en lutherie ;

- le Plantain Corne-de-Cerf (*Plantago coronopus*, voir p. 222) résiste à diverses agressions du milieu grâce à son remarquable polymorphisme (la plante croît dans une



c Le Plantain « Corne de Cerf » (*Plantago coronopus*) montre de nombreuses variations.
a. Sont associées ici deux formes de ce Plantain : l'une, plaquée au sol, peut résister au piétinement, l'autre, à feuilles dressées, subsistera seule si un apport de sable vient recouvrir la station.
b. Sous les embruns [voir p. 211], les rosettes de ce Plantain présentent une forte pilosité.
c. Sur les rochers arides, le Plantain, ainsi que l'Armérie maritime, prend des dimensions centimétriques.

dépression abritée entre des dunes littorales) montre des individus à feuilles dressées (au fond) et plaquées au sol (au premier plan). Sur les dunes où le goémon est étalé en vue de son séchage, seules subsistent les rosettes dressées ; aux endroits piétinés ne s'observent que les rosettes plaquées au sol. Celles-ci sont également localisées aux versants exposés aux embruns (Boulonnais) ; elles prennent alors des formes naines (centimétriques : cap Gris-Nez), et même fortement velues (Ouessant).

La variabilité des végétaux leur a permis également de triompher des fluctuations climatiques passées. L'histoire géologique, même récente, nous apprend que les conditions écologiques n'ont cessé de changer partout sur le globe, mais surtout aux latitudes moyennes des continents. Pendant la seule période quaternaire, très courte (2 millions d'années), se sont succédées plusieurs glaciations, phases de froid intense durant lesquelles une grande partie de l'Europe et de l'Amérique du Nord fut recouverte d'énormes inland-

sis. En France, les glaciers descendirent jusqu'à l'emplacement de Lyon, isolant les plus hauts massifs alpins, et les forêts furent anéanties sur une grande partie de notre territoire, alors couvert par une végétation proche de celle de l'Arctique. Entre ces périodes, le climat européen fut parfois plus chaud, plus sec ou plus humide que l'actuel. À ces variations climatiques ont répondu celles du niveau marin, entraînant le déplacement des lignes de côtes. Les peintures rupestres des Tassili nous apprennent que le Sahara fut, voici seulement quelques millénaires, un pays de pâturages. Que dire aussi des bouleversements, d'autant plus violents qu'ils portent sur des durées beaucoup plus courtes, apportés par l'Homme dès le Néolithique: défrichements, brûlis avec leurs conséquences sur l'érosion des sols, maintenant actions chimiques (engrais, pesticides) sur les sols et les eaux? Enfin, pour couronner le tout, les modifications de l'atmosphère conduisent à l'aggravation de l'effet de serre.

Or, beaucoup de végétaux ont résisté aux conséquences écologiques des révolutions géologiques. Nées sans doute à l'aube du Crétacé, voici cent trente-cinq millions d'années, de nombreuses familles de plantes à fleurs font toujours partie de notre cortège végétal. Certaines espèces sont même restées inchangées, au moins dans leur forme, depuis beaucoup plus longtemps: ainsi, l'Osmonde royale a survécu depuis le Trias, soit durant plus de 230 millions d'années. Cela ne veut pas dire qu'elle n'ait pas évolué! Certaines populations de cette Fougère ont donc présenté, à chaque moment, un génotype adapté à un milieu, en accord avec les vicissitudes écologiques subies par la biosphère durant cette très longue période. Cette espèce a dû sa survie à sa «plasticité écologique», c'est-à-dire à la persistance de certains de ses individus lors de changements aléatoires de ses conditions de vie. À l'heure actuelle en effet, on l'observe aussi bien sur des sols très acides ou proches de la neutralité, dans des marais boisés ou hors du couvert forestier, parfois même sur des substrats relativement secs, même des rochers, en atmosphère suffisamment humide.



 **Les Épicéas «columnaires»**, adaptés aux fortes chutes de neige, localisés dans la haute chaîne du Jura, gardent leur forme élancée quand ils sont cultivés en plaine.



 **L'Osmonde royale** (*Osmonda regalis*) ou «Fougère fleurie»: fossile vivant.

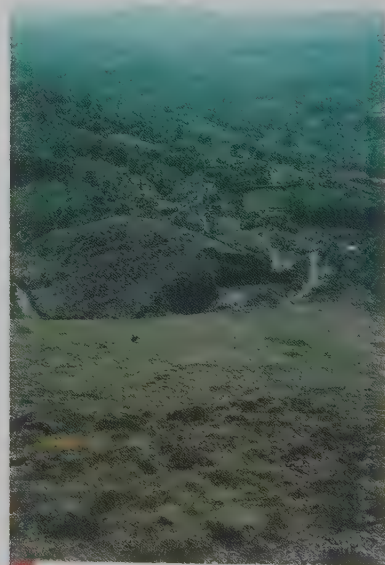
Plus généralement, la plupart des espèces ont été sauvées par leurs capacités de résistance à des changements écologiques importants, soit sous forme d'accommodats, soit grâce à leur variabilité génétique permettant l'apparition d'**écotypes**, c'est-à-dire au sein de la même espèce, de taxons génétiquement résistants à certaines contraintes écologiques que d'autres ne tolèrent pas. On connaît maintenant de nombreux mécanismes de cette variabilité génétique, et on comprend assez souvent comment elle a pu aboutir à l'adaptation de chaque végétal à un certain milieu. L'action sélective du milieu apparaît toujours décisive.

La réponse adaptative aux attaques, phénomène universel

À propos du Plantain Corne-de-cerf, nous avons évoqué un autre aspect de la capacité évolutive des plantes (comme des animaux), beaucoup plus subtil, car il suppose que les êtres vivants ont en eux-mêmes la capacité de résister préventivement à des agressions. Faute de pouvoir aborder ici les mécanismes génétiques complexes intervenant dans cette résistance, celle-ci est maintenant attestée. Elle repose, comme dans bien d'autres domaines, sur un phénomène de sélection, l'attaquant ne laissant évidemment survivre que les individus aptes à lui résister : on dit qu'il exerce sur la population de l'espèce en cause une « pression de sélection ». L'apparition de souches bactériennes résistantes aux antibiotiques en est la manifestation la plus connue et la plus redoutée. Autre exemple, seules les variétés de Pommes de terre originaires des régions d'Amérique tropicale où elles vivent au contact du Mildiou spécifique (*Phytophthora infestans*) possèdent les gènes



 **Au milieu de la taïga dominée par les Épicéas**, en Laponie suédoise, un affleurement de serpentine se manifeste dans le paysage : végétation rabougrie avec quelques Pins sylvestres et des plantes alpines (Silène acaule au premier plan), représentés par des races particulières sélectionnées par ce terrain toxique (nickel, chrome, magnésium en quantités anormales).



 **Au Puy de Wolf** (Aveyron) un affleurement de serpentine est marqué également par la raréfaction de la végétation : il ne subsiste que des races de plantes résistantes aux métaux lourds toxiques.

Courir pour rester sur place...

La course aux armements est un processus sans fin. Toute nouvelle arme mise au point par une plante (ou un autre être vivant) en réponse à l'attaque d'un prédateur ou d'un parasite entraîne la sélection d'une riposte. Les interrelations entre les êtres vivants représentent donc un moteur de l'évolution. Cette observation a été transcrite par van Dalen (1973) dans la célèbre métaphore de la « Reine rouge », inspirée du roman de Lewis Carroll *De l'autre côté du miroir*.

La reine rouge explique à Alice que dans son pays le paysage est en perpétuel changement : « Ici, voyez-vous, il faut courir de toutes ses forces pour rester en place ». Cette comparaison est passée dans le discours des évolutionnistes avec un succès sans précédent.

L. van Valen « A New Evolutionary Law », *Evolutionary Theory*, 1973, pp. 1-30.

de résistance à ce parasite. Or, celui-ci était absent des régions du Mexique à l'origine des Pommes de terre cultivées au XIX^e siècle en Irlande. Celles-ci ne purent résister à l'introduction accidentelle du Mildiou, dont l'attaque foudroyante dévasta les cultures et fut la cause de la terrible famine de 1846-1848.

De même sont apparues dans le monde, depuis 1970, près de cinquante espèces de mauvaises herbes, en fait des plantes déjà connues, mais ayant engendré des variétés résistantes aux désherbants sélectifs utilisés contre elles. Dans certaines régions de France, leur prolifération contraint à l'abandon des cultures.

Le cas précédemment évoqué de l'écotype d'*Armeria maritima* localisé aux sols pollués par les métaux lourds, est un autre exemple d'adaptation évolutive. Les plantes « calamitaires » ont survécu, donnant des écotypes ou des sous-espèces, sous l'effet de cette impitoyable sélection. Sur les affleurements naturels de ces métaux, elles peuvent être indicatrices de leur présence, et aussi permettre par ailleurs de faire « reverdir » des terroirs miniers stériles.

Ainsi ne survivent que les individus capables de surmonter les plus fortes contraintes écologiques, à l'image des marins triomphant des tempêtes du cap Horn, au temps de la marine à voile.

Un exemple d'adaptation : la forme maritime du Genêt à balais

Au sommet des falaises finistériennes battues par les embruns, de nombreux arbrisseaux (Ajoncs, Genêts...) se présentent en galettes plaquées sur le rocher. À distance du littoral, ces mêmes plantes ont leur aspect dressé habituel. Il semble logique de penser que leurs formes prostrées sont des accommodats provoqués par l'action des vents, de plus chargés de sel. En 1963, le botaniste J.-M. Géhu voulut pourtant vérifier cette évidence : il a constaté que la réalité était différente. Cultivant en serre, à partir de leurs graines, les deux formes, dressée et couchée, du Genêt à balais (*Cytisus scoparius*), il a constaté que la seconde gardait son port rampant en milieu abrité. Il s'agit bien d'une forme génétiquement fixée, qui doit être considérée comme une sous-espèce : *Cytisus scoparius* subsp. *maritimus*, la forme dressée, continentale étant *C. scoparius* subsp. *scoparius*.

On observe en culture que certains individus prostrés, mimant la forme maritime des Genêts littoraux, ne sont cependant que des accommodats de formes dressées. Celles-ci voient sur la côte leurs jeunes rameaux détruits par les embruns après chaque tempête,



Forme génétique prostrée du Genêt à balais (*Cytisus scoparius* subsp. *maritimus*) sur les falaises battues par les embruns à la pointe finistérienne. En culture sous abri, il reste étalé à la différence du Genêt continental (*C. scoparius* subsp. *scoparius*) qui est dressé.

et perdent ainsi la majeure partie des substances synthétisées. À cet égard, la sous-espèce maritime, dont aucun rameau n'est tué par le sel, fonctionne donc de façon plus « économique » et manifeste ainsi une véritable « adaptation » (génétique) à ces conditions extrêmes. Les individus de cette sous-espèce possèdent donc un avantage évident par rapport à ceux qui ne sont que de simples accommodats.

En raison de leur grande ressemblance (à l'exception de leur port), les deux sous-espèces de notre Genêt ont probablement une origine commune. Leurs chromosomes étant identiques en nombre et en forme, l'hypothèse la plus vraisemblable est que l'une dérive de l'autre par une transformation génétique, sans doute une mutation. Quelle est la sous-espèce originale ? Toutes deux sont héliophiles et résistantes à la sécheresse, la forme dressée est la seule largement répandue dans les landes d'Europe occidentale. Supposons que la forme couchée soit apparue la première : sa culture montre qu'elle pouvait vivre loin du littoral, sous réserve de ne pas être en compétition avec des arbustes plus élevés la privant de lumière : apparaissant (par mutation ?)

Les convergences

À l'exemple des arbrisseaux littoraux prostrés, la similitude de forme et de structure entre des espèces, parfois même des familles, de plantes éloignées dans la classification est qualifiée de **convergence**. Les plantes de l'étage alpin de la zone tempérée en sont un exemple parmi beaucoup d'autres. Il existe d'innombrables autres cas de convergences, les plus

connues concernant les xérophytes tropicaux : ressemblances de formes et même de physiologie entre les Cactées américaines et les Euphorbes cactiformes africaines*.

* On observe des faits analogues chez les animaux. Ainsi, les Dauphins, Mammifères, ont des formes hydrodynamiques (« convergentes ») à celles des grands Poissons comme les Requins.

la forme dressée ne pouvait que prendre le dessus. Cependant il ne manque pas, même loin du littoral, de stations à végétation clairsemée (pelouses rases, rochers...) où le Genêt couché aurait pu survivre. Or, il n'y est jamais apparu : notre hypothèse de départ est donc peu vraisemblable. Envisageons le cas inverse : une forme naine apparaissant dans la lande haute à Genêt dressé n'a aucune chance de survivre. Elle ne peut naître que dans un milieu « ouvert », plus largement représenté sur les côtes maritimes que loin de la mer. Compte tenu de la



Le Ciste à ladanum (a. *Cistus ladanifer*), plante « continentale » méditerranéenne dressée, à longues feuilles. À l'extrémité sud-est du Portugal, sur le plateau du Cap Saint-Vincent, l'isolement et l'intensité du vent chargé d'embruns modèlent le paysage et laissent vivre un Ciste à feuilles courtes et port en coussinet (b. *Cistus palinhæ*), proche parent du précédent.

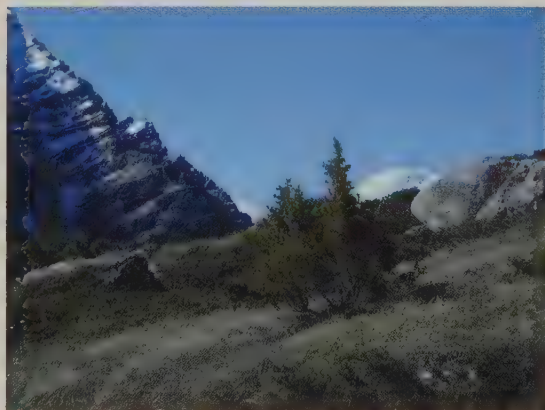
Arbustes rampants en altitude

Ne peut-on penser que l'adaptation des plantes d'altitude en coussinets résulte d'un mécanisme analogue à celui du Genêt à balais ? En plaine et en basse montagne, le Genévrier commun (*Juniperus communis*) a un port très variable, mais toujours dressé. À l'étage alpin, on observe un arbuste presque identique, mais en forme de galette plaquée au sol. Un examen superficiel pourrait faire croire qu'il s'agit de la même espèce, dont les formes montagnardes sont écrasées par la couche neigeuse hivernale. Mais, cultivées en plaine, elles restent prostrées, et par ailleurs leurs feuilles, plus larges sont moins piquantes, arquées vers l'extrémité de la pousse. Il s'agit d'une autre espèce, nommée *Juniperus nana*.

Un autre arbuste, une Rosacée, *Cotoneaster integerrima*, dressé en basse montagne, est rampant quand il croît en compagnie du Genévrier nain. L'abbé M. Gandoger, au XIX^e siècle avait donné à cette forme naine le nom de *Cotoneaster jurana* (d'après le site de sa première observation), mais ce nom avait été oublié, ou considéré comme sans valeur. L'un de nous a cultivé près de Briançon, dans son jardin à 1400 m d'altitude, un individu dressé de cet arbuste, prélevé à 1400 m, et un individu rampant trouvé à 2400 m. Le sujet dressé est naturellement resté inchangé. Le sujet rampant, de quelques décimètres au départ, non seulement est resté prostré, mais s'est considérablement

étendu (actuellement, il s'étale sur plus de 8 m), en profitant des conditions climatiques meilleures qui lui étaient offertes ; il s'agit donc bien d'une forme génétique, méritant le nom que lui a attribué M. Gandoger.

Ces faits sont à rapprocher de l'existence de formes rampantes d'arbustes sur les falaises armoricaines battues par les embruns.



Genévriers en galette (au premier plan et au fond) et dressé (au centre) dans l'étage subalpin supérieur [Chenaillet, Htes-Alpes, 2000 m].

grande rareté des changements génétiques, son berceau le plus probable est une falaise littorale, à partir de laquelle sa propagation ne rencontrait pas d'obstacle.

En ce lieu de naissance, ce que l'on sait de la génétique interdit de penser que la transformation du Genêt dressé en une forme rampante (à partir d'accommodats prostrés?) soit due à l'action directe des embruns sur le patrimoine génétique de la plante. Mais cette forme nouvelle est capable de résister à toutes les contraintes du milieu, notamment celles dues aux vents et au sel. Son adaptation est à la fois morphologique et physiologique.

Issus des tranquilles biotopes de plaine, les descendants de notre Genêt ont ainsi réussi à conquérir des milieux particulièrement hostiles, grâce à un changement génétique de hasard («préadaptation») faisant apparaître une sous-espèce maintenant répandue sur les côtes occidentales européennes de la Bretagne à l'Irlande.

De nombreux arbustes du littoral sont, à l'image du Genêt maritime, des variantes prostrées de plantes «continentales» dressées, marquant parfois les paysages végétaux.

Les transformations du génome

Pour que de tels changements se traduisent par une adaptation, il faut que, dans la descendance d'une espèce, les semences ayant enregistré des caractères morphologiques ou biologiques nouveaux, soient «acceptées» par le milieu. Il faut donc que les nouvelles capacités de la plante «modifiée» coïncident plus ou moins heureusement avec les conditions écologiques offertes par le milieu où elle est parvenue. La probabilité d'une telle coïncidence est sans doute faible, mais la vie a devant elle toute la durée des temps géologiques... Plus une espèce est capable de tels changements, plus l'un ou l'autre de ses variants sera retenu, sélectionné par le milieu naturel. La répétition du même processus



 **L'Asperge prostrée des dunes** des côtes atlantiques européennes : le doublement de son stock chromosomique a favorisé sa résistance aux contraintes du climat maritime. Heureux hasard ? sinon aurait-elle survécu ?



 **L'Onagre de Lamarck** (*Oenothera erythrosepala*) fut à l'origine de la notion de mutation par H. de Vries. Il est commun dans les dunes de la mer du Nord.

portant successivement sur plusieurs caractères a sans doute conduit à la naissance de beaucoup d'espèces nouvelles.

Les mécanismes des transformations génétiques sont maintenant largement élucidés; ils se sont révélés multiples. Parmi eux, un phénomène fréquent est le doublement spontané du nombre de chromosomes, passant de $2n$ à $4n$ (tétraploïdie). Ainsi, à l'Asperge commune (*Asparagus officinalis*) à $2n = 20$ chromosomes répond, dans les dunes et parfois les falaises maritimes ouest-européennes, une forme à 40 chromosomes (*A. off.* subsp. *prostratus*), différant de la précédente par son port rampant. Comme notre Genêt maritime, elle est adaptée aux contraintes littorales. Ici encore, se manifeste une convergence adaptative.

La tétraploïdie est un phénomène assez fréquent, alors que le changement inverse, quoique réalisé en laboratoire, est rarement observé dans la nature, où il semble peu viable. Il semble donc que la forme prostrée de l'Asperge dérive par tétraploïdie de la forme dressée.

Il est curieux de noter que Hugo de Vries créa, en 1901, la notion de mutation en observant l'apparition brusque d'une forme géante d'un Onagre (*Oenothera erythrose-pala*), forme qui fut identifiée plus tard comme tétraploïde. On constate aussi que diverses plantes peuvent présenter d'importantes différences de leur nombre chromosomique sans qu'elles se traduisent dans aucun de leurs caractères: le Roseau commun (*Phragmites australis*) peut ainsi compter de 36 à 96 chromosomes.

Parfois, des changements génétiques invisibles, car sans effets sur la morphologie de la plante, interviennent sur ses exigences écologiques. Un Genêt de la flore européenne (*Genista pilosa*) croît le plus souvent, exclusivement, dans des landes sèches sur des sols très acides. Mais, plus rarement, on l'observe sur des sols calcaires, en Champagne crayeuse par exemple, où il ne gagne pas des terrains proches sur sols acides. Ces deux populations d'une même espèce, séparées par leur écologie, sont au sens strict des écotypes; chacune est susceptible de subir dans l'avenir des changements aléatoires, permettant sa distinction morphologique: apparition de sous-espèces.

Paradoxalement, les milieux les plus favorables à l'installation et/ou à la conservation des nouveautés génétiques sont les plus extrêmes, car dépourvus du tapis végétal dense qui pourrait concurrencer les formes venant de «naître». Par le fait même de sa transformation, une nouveauté génétique affronte de grands risques si le milieu est déjà occupé en totalité par l'espèce-mère qui lui a donné naissance: seul un biotope d'accueil à végétation «ouverte», cas fréquent sur le littoral ou en haute montagne (voir l'encadré p. 215) lui donne toutes ses chances.

Ainsi, parmi les formes nombreuses que peuvent prendre la plupart des espèces végétales, affectant aussi bien leur écologie, leur biologie que leur organisation et leur forme, beaucoup sont d'origine génétique. Elles peuvent être plus facilement interprétées si l'on constate un changement dans leurs chromosomes.

Un pont entre des lignées distinctes

L'apparition de nouveaux caractères, au sein de lignées divergentes à la façon des rameaux d'un arbre, ne suffit pas à rendre compte de tous les processus de l'évolution végétale. Le chapitre 6 nous avait déjà montré l'énorme importance de la symbiose, mais dans leur union,



Les Faux de Verzy. Détail [a]. La photo b montre que, sans la protection des moines de St-Basle au Moyen Âge et de leurs continuateurs, cette forme naine serait facilement éliminée sous la haute futaie.



L'énigmatique Chêne-faux de la montagne de Reims.

les espèces en cause gardaient une certaine autonomie. D'autres faits impliquent des processus génétiques différents: des formes végétales nouvelles issues de l'hybridation (voir plus loin), peut-être aussi résultant de liaisons entre des lignées indépendantes.

Un exemple singulier laisse entrevoir une telle possibilité. Dans la forêt de la Montagne de Reims, à Verzy (Marne), on connaît depuis le VI^e siècle un important peuplement de Hêtres au port arrondi, aux branches présentant de multiples torsions (arbres «tortillards»), et capables de se marcotter quand elles viennent au contact du sol. Ces arbres singuliers, actuellement objets de mesures de protection, nommés «Faux de Verzy» (de *Fagus*, nom latin, puis botanique, du Hêtre), constituent une forme génétique, qui a suscité d'autant plus la curiosité que sont connus de longue date, dans le même secteur forestier, quelques «Chênes-faux», eux-mêmes «tortillards» et que, plus récemment, des Châtaigniers aux formes tourmentées y ont été découverts. Cette troublante coïncidence ne peut-elle être interprétée comme le résultat d'échanges de gènes entre Chêne(s) et Hêtre(s), genres pourtant phylogénétiquement indépendants?

L'hypothèse de la transduction virale, envisagée pour la faune, semble bien en être ici une illustration. La convergence de ces formes ne pourrait-elle pas en effet résulter de la présence d'un opérateur héréditaire commun, un fragment d'ADN pénétrant, à la façon d'un virus, dans les cellules des plantes d'un même milieu? Cette théorie est-elle applicable à d'autres végétaux? F. Hallé observe que de multiples exemples analogues tendent à montrer que les végétaux, contrairement aux animaux, ne savent pas «tenir» leurs gènes, ceux de leur patrimoine naturel et sans doute aussi ceux que le «génie génétique» a transformés: les critiques concernant la culture en plein champ d'organismes OGM ne sont sans doute pas injustifiées...

De nombreuses formes d'arbres ou arbustes aux rameaux contournés sélectionnées pour leur valeur esthétique et originale sont proposés à la vente sous l'appellation de cultivars 'Contorta'. De même, nombreux sont les cultivars d'ornement aux feuilles découpées en lanières (cultivars 'Laciniata'). Ces convergences d'aspect résultent vraisemblablement de mutations affectant des gènes du développement qui sont communs à de nombreuses espèces.

Mésalliances ou mariages heureux : un processus de création copié par l'Homme

Un autre changement génétique naturel, fréquent, résulte de la possibilité de croisements entre deux espèces (**hybridation**), donnant des individus rassemblant certains des caractères des parents. Les botanistes anciens, persuadés de la fixité des espèces, envisageaient cependant que ce processus ait pu faire apparaître quelques formes nouvelles ; ainsi C. Linné avait nommé un Lamier *Lamium hybridum*, en lui supposant une telle origine. Agriculteurs et horticulteurs pratiquent aujourd'hui largement l'hybridation, dont les produits ont souvent une grande importance économique (cf. chapitre 11). Les orchidéistes ont, à cet égard, accompli des prouesses.

La réussite de l'hybridation dépend de strictes conditions. Dans la nature, certaines



L'hybridation expérimentale des plantes horticoles a permis l'obtention de végétaux nouveaux, souvent spectaculaires. L'exemple présenté ici concerne le croisement de deux espèces d'Orchidées appartenant à des genres différents : *Brassavola digbyana* (a) croisé avec *Cattleya gigas* (b) donne naissance à un *Brassocattleya* (c) hybride digénérique combinant les caractères des deux parents et lui-même fertile². Par les multiples croisements, les orchidéistes parviennent à créer des plantes associant les qualités d'un nombre important de genres. Parfois, les caractères de ces hybrides multiples sont entièrement nouveaux.

Lors d'une fécondation, l'apport génétique de chaque gamète (ADN chromosomal) ne dépend que de l'espèce en cause. Il en résulte que les individus issus d'une hybridation entre deux plantes A et B, en l'absence de chromosomes sexuels (cas peu fréquent), sont en principe identiques, quel que soit le sens du croisement. Cependant, ce sens ne pourrait-il avoir une influence? Le gamète femelle est en effet

généralement le seul à transmettre les mitochondries et les plastides, tous deux porteurs d'ADN; de ce fait, la physiologie et/ou l'écologie (sensibilité au froid, à la sécheresse, à la luminosité...) du parent maternel, A ou B, pourraient déterminer au moins en partie la physiologie et/ou l'écologie de leur hybride, et peut-être la plus ou moins grande facilité de sa transformation en amphiploïde.

espèces s'hybrident aisément, notamment si elles appartiennent au même genre. Les Saules peuplant les berges de nos rivières répondent rarement à un type spécifique « pur », mais ont des caractères intermédiaires entre les deux espèces dont ils sont issus. Parfois, ceux de l'un des deux parents prédominent; ce phénomène, ou **introgression**, résulte d'un croisement ultérieur entre l'hybride initial et le parent aux caractères les plus marqués. L'introgression suppose la fertilité des plantes hybrides, ce qui n'est pas toujours le cas (de même que chez les animaux, où le mulet, hybride d'un âne et d'une jument, est stérile). Quoi qu'il en soit, de tels hybrides ne constituent pas des formes génétiques « nouvelles »; même s'ils sont fertiles, nous savons, depuis les travaux de Gregor Mendel, que leur descendance est hétérogène et ne saurait donc former une espèce.

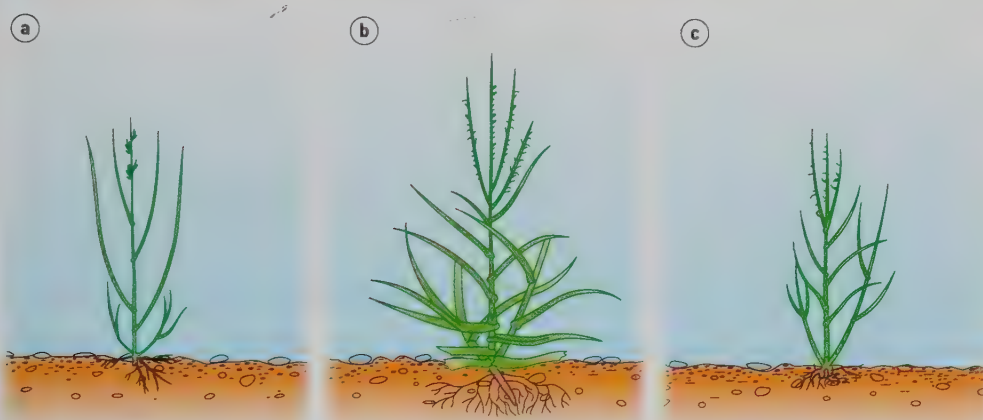
La fréquente stérilité des hybrides résulte généralement de l'impossibilité d'une méiose normale, les chromosomes d'origine paternelle et maternelle étant trop différents (en structure et/ou en nombre) pour pouvoir s'apparier: c'est là qu'intervient un phénomène capital, sans doute propre au règne végétal, l'**amphiploïdie**. Elle résulte du doublement du stock chromosomique de l'hybride, processus fréquent. Chaque chromosome retrouvant alors son identique avec lequel il peut s'unir, la méiose peut se réaliser normalement. On connaît d'innombrables cas d'amphiploïdie, processus qui joue un rôle essentiel dans l'apparition, en quelque sorte « brusque », de plantes totalement nouvelles.

Un robuste bébé adultérin

Citons l'exemple presque contemporain de la naissance de la Spartine d'Angleterre. Avant 1870, les vases salées de l'estran étaient, en Europe occidentale, largement colonisées par une Graminée, *Spartina maritima*. Une autre Spartine, *S. alterniflora*, originaire de milieux analogues du littoral nord-atlantique américain, fut sans doute introduite accidentellement, au début du XIX^e siècle, en quelques points des côtes européennes (Pays de Galles, Bretagne, Pays basque). En 1879, on observa sur la côte sud de l'Angleterre, une Spartine totalement inconnue, beaucoup plus robuste que les précédentes. Reconnue comme l'hybride entre les deux espèces citées, elle fut nommée Spartine de Townsend (*S. townsendi*). D'abord localisée, la nouvelle venue s'est rapidement répandue. Certaines de ses populations, se propageant par multiplication des touffes, sont stériles, ce qui laisse supposer que les chromosomes des deux parents ne peuvent s'unir à la méiose. En revanche, d'autres populations d'apparence identique ont des



 ***Spartina anglica*** sur les vases de Saint-Vaast la Hougue (Cotentin).



 **La Spartine d'Angleterre (*Spartina anglica*) [b] entre ses deux géniteurs : *Spartina alterniflora* [a] et *Spartina maritima* [c].**

semences parfaitement fertiles. On sait maintenant que la fertilité de ces plantes a résulté du « doublement » spontané des chromosomes de l'hybride, *S. townsendi*, selon le schéma ci-contre. La plante fertile est nommée *Spartina anglica*.

La Spartine d'Angleterre a révélé un prodigieux pouvoir d'expansion : une touffe apparue en 1906 sur nos côtes, en baie des Veys (Manche) colonisait 8 km² de la même

Quelques amphiploïdes expérimentaux, nouveaux ou reproduisant des espèces déjà connues

Géniteurs	Amphiploïdes	Modes d'apparition
<i>Primula floribunda</i> x <i>Pr. verticillata</i>	<i>Primula kewensis</i> *	Doublement spontané
<i>Prunus divaricata</i> x <i>Pr. spinosa</i>	<i>Prunus domestica</i> **	Fécondation entre gamètes non réduits
<i>Galeopsis pubescens</i> x <i>G. speciosa</i>	<i>Galeopsis tetrahit</i>	? [phénomène naturel]
<i>Polystichum setiferum</i> x <i>P. lonchitis</i>	<i>Polystichum aculeatum</i>	? [idem]
<i>Triticum aestivum</i> x <i>Secale cereale</i>	<i>Triticale</i> ***	colchicine
<i>Raphanus sativus</i> x <i>Brassica oleracea</i>	<i>Raphanobrassica</i>	Fécondation entre gamètes non réduits

* Primevère ornementale ; diverses plantes horticoles résultent d'un processus analogue.

** C'est notre Prunier le plus cultivé.

*** Le Triticale est une céréale cultivée surtout pour l'alimentation animale.



Le *Polystichum aculeatum* (c) et ses deux parents : *Polystichum lonchitis* (a) et *Polystichum setiferum* (b).

baie en 1923. Gagnant la baie de Cancale, elle a risqué de faire disparaître l'insularité du Mont Saint-Michel, véritable « péril vert » que d'énormes travaux actuels semblent cependant capables de contenir. Il n'en reste pas moins que les nouvelles « Spartines » ont maintenant gagné la plupart des côtes mondiales, parfois d'ailleurs avec l'aide de l'Homme. Sur notre littoral, leur progression fait « impitoyablement » reculer la Spartine maritime qui ne reste commune qu'au sud de Royan.

Ce processus de fertilisation spontanée peut être imité expérimentalement, car on sait doubler le nombre des chromosomes d'une cellule en division, notamment à l'aide de la colchicine. Il a été employé avec succès à partir du croisement d'espèces d'un même genre, et même entre des représentants de genres différents. Ainsi, le Triticale, issu de l'union du Blé tendre (*Triticum aestivum*) avec le Seigle (*Secale cereale*) est cultivé maintenant avec succès, au moins pour l'alimentation animale.

Plus étonnant, des expériences semblables ont permis de « synthétiser » des plantes déjà connues dans la nature, et de constater ainsi que l'amphiploïdie est certainement une voie importante de l'évolution, puisqu'elle aboutit à la formation de nouvelles espèces, voire de nouveaux genres chez les végétaux. Notre Blé tendre lui-même, s'est formé par ce processus (voir encadré ci-contre) : il n'est pas exagéré de dire que le prodigieux développement de la civilisation méditerranéenne doit beaucoup à ces mécanismes chromosomiques.

L'origine des Blés tendres

Les Blés cultivés se répartissent en trois groupes :

- **Les Engrains** (*Triticum monococcum*), cultivés depuis les temps préhistoriques au Moyen-Orient, en Égypte, dans les Balkans, et actuellement, en quelques rares points des mêmes régions. Ils ont $2n=14$ (7×2) chromosomes.

- **Les Blés durs et espèces voisines** (*Triticum durum*, *T. turgidum*...) furent initialement cultivés dans l'Antiquité au Moyen-Orient et maintenant sur de grandes surfaces. Ils ont tous $2n=28$ (7×4) chromosomes.

- **Les Blés tendres**, tous à $2n=42$ (7×6) chromosomes, dont la culture semble plus récente. L'espèce mondialement cultivée est *Triticum aestivum*.

L'étude chromosomique a montré que trois espèces de Graminées sauvages sont à l'origine du Blé tendre actuel (*Triticum aestivum*). Ce sont :

- *Triticum baeoticum*, espèce sauvage des Balkans et du Moyen-Orient, est sans doute à l'origine de *Triticum monococcum* dont il est très proche. Son génome ($2n=14$) est conventionnellement noté AA ;

- *Ægilops speltoides*, Graminée sauvage des mêmes régions, à $2n=14$ chromosomes, notés BB ;

- *Ægilops squarrosus*, Graminée sauvage asiatique (de la Mésopotamie à l'Asie centrale) à $2n=14$ chromosomes, noté DD.

Le croisement des deux premiers (combinaison AB) a donné par amphiploïdie les Blés durs (AABB) dont l'espèce sauvage (Moyen-Orient) est *Triticum dicoccoides* à l'origine probable des espèces les plus largement cultivées, notamment de *T. turgidum*.

Ce dernier croisé avec *Ægilops squarrosus*, sans doute dans la région caucasienne, a donné l'hybride ABD, qui, par amphiploïdie, a engendré, notamment *Triticum aestivum* (AABBDD).

Ce processus de création ne peut se déclencher que si deux espèces végétales initialement séparées parviennent à se rencontrer : nous l'avons vu à propos des Spartines. De telles rencontres ont sans doute été puissamment aidées par les fluctuations climatiques quaternaires ayant entraîné la migration de nombreuses espèces. Ainsi sont venues au contact deux Fougères d'écologie différente : la première est *Polystichum lonchitis*, aux frondes coriaces lui permettant de résister aux conditions climatiques d'altitude (elle atteint ou dépasse 2 400 m) ; la seconde, *P. setiferum*, est une Fougère fragile, amie des climats doux et pluvieux, de plus en plus commune en plaine, vers l'ouest de l'Europe, ailleurs réfugiée dans les ravins ombrés et humides des basses montagnes. Que la première soit descendue en plaine lors d'une période froide, ou que la seconde ait progressé vers les montagnes sous un climat devenu chaud et humide, il est certain qu'elles se sont rencontrées : de leur hybridation, reproduite expérimentalement, est né l'amphiploïde *P. aculeatum*, aux caractères morphologiques et écologiques intermédiaires entre ceux de ses ancêtres.

Le génie de la conquête végétale

Ainsi, les végétaux répondent à la variabilité de leur environnement, soit en ajustant leur phénotype (accommodats), soit grâce à leur variabilité génétique permettant leur adaptation. Ce sont principalement les espèces déjà établies qui s'empêchent mutuellement d'exploiter le milieu dans toutes les directions possibles. Ainsi, le génie de la conquête s'arrête en l'absence d'espaces à conquérir. Les changements majeurs, voire catastrophiques, subis par la biosphère ne sont donc pas un obstacle, mais la condition même pour que s'exerce pleinement l'évolution biologique.

Nous ne pouvons au mieux que pressentir ces mécanismes, grâce aux données de la biogéographie, de l'histoire géologique récente, et des moyens actuels d'expérimentation et d'analyse de l'ADN. Dans notre infime période de vie, il nous a été seulement

Pour qu'une mutation soit transmise à la descendance, il est nécessaire qu'elle affecte l'ADN des cellules sexuelles. Chez les animaux, ces dernières sont produites à partir d'une « lignée germinale » dans les gonades. Il en est tout autrement chez les plantes, dont les fleurs se forment à partir de bourgeons portés par les différents rameaux. Qu'une mutation se produise dans un bourgeon, si celui-ci donne une fleur, la mutation pourra se retrouver dans le pollen qui donnera les gamètes mâles ou dans le gamète femelle (oosphère) contenu dans l'ovule (cf. chap. 3). Il n'y a pas ici de lignée germinale. Toute mutation affectant un bourgeon

végétatif aura quelque chance d'être transmise à une partie de la descendance, à partir du moment où des fleurs pourront se former sur le rameau auquel il donnera naissance. Si cette mutation est le résultat d'un impact du milieu, l'« hérédité des caractères acquis » n'est pas une notion aussi hérétique qu'il n'y paraît !

De même, en raison de la croissance modulaire de la plante, chaque pousse issue d'un bourgeon, peut présenter des mutations ayant été contractées par certaines cellules de ce bourgeon. Un arbre très âgé a donc tout chance d'être une mosaïque de géotypes différents (F. Hallé)³.

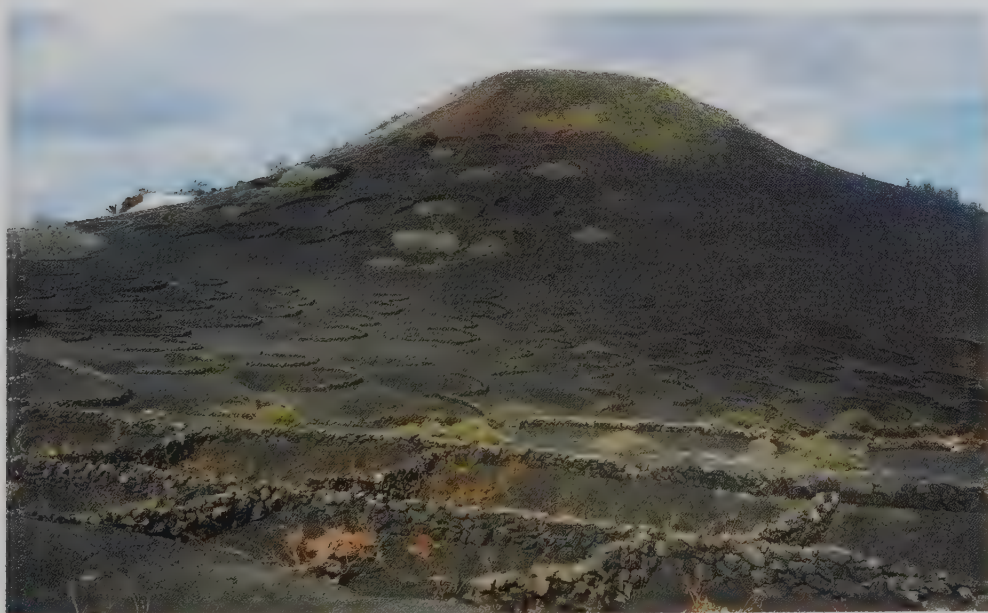
permis d'assister aux changements génétiques portant sur l'espèce (microévolution), voire même de reproduire ces processus. Mais ceux qui ont présidé à l'apparition des grands types d'organisation végétale (macro-évolution) commencent à être compris grâce au décryptage des processus de développement et aux gènes qui y président (gènes homéotiques). Cependant, la considération de l'immensité des temps géologiques, celle de l'innombrable potentiel de variation du génie vivant, permet de penser que des processus semblables ont pu, patiemment, modeler l'infinie diversité des formes végétales.

11

Génie du végétal
et génie humain

Considérer les végétaux comme faisant preuve d'un certain «génie» suppose qu'on les compare à l'Homme. Lequel du génie humain ou du génie végétal est le plus performant? Il est bien difficile d'y apporter une réponse définitive, car la lutte est incessante. Les assauts de l'un suscitent les réactions de l'autre et, l'évolution aidant, les données de l'affrontement changent au fur et à mesure qu'il se déroule.

Nous avons évoqué au chapitre 10 quelques modes de défense des végétaux contre des prédateurs potentiels, et présenté des exemples de coopération entre végétaux et animaux, toutes ces relations sélectionnées au cours d'une longue évolution. Mais les végétaux ont-ils «eu le temps» de s'adapter aux interventions humaines, sans équivalents, par leur originalité, leur brutalité agressive et la rapidité de leurs effets au cours de la brève période de la récente aventure de l'*Homo sapiens*?



Le végétal sauvé par le génie de l'Homme. Les agriculteurs de Lanzarote [Canaries] ont su tirer parti des éruptions catastrophiques qui dévastèrent leurs champs et leurs prairies en 1730. Malgré l'aridité du climat, la vigne et quelques autres cultures sont capables d'utiliser la moindre humidité (une ou deux pluies annuelles suffisent) captée par les cendres volcaniques («picon») qui couvrent le sol. Des abris de pierres sèches modèrent l'effet asséchant des vents : étrange paysage sans doute sans équivalent dans le monde.

L'âge d'or des chasseurs-cueilleurs

Après son apparition voici environ deux millions d'années, c'est seulement 10 000 ans avant notre ère que l'Homme commence à domestiquer plantes et animaux. Pendant plus de 99 % de l'époque où il a vécu, ses activités de chasse et de cueillette étaient de même nature que celles des autres animaux de la biosphère : prédation de nourriture, transport de semences, récolte de branchages et de feuilles pour son habitat... Mais ses capacités rapides d'adaptation, la découverte du feu, l'invention des outils lui ont permis d'accroître considérablement ses pouvoirs sur les végétaux.

Il est difficile de retracer en détail l'évolution du comportement de l'Homme paléolithique. On pense qu'il était plus cueilleur que chasseur car, contrairement à la chasse, la cueillette est une entreprise à faible risque et à haut rendement. Des études sur les Bochimans de la région de Dobé (Kalahari), montrent que, même dans un environnement difficile, ils ne consacrent que de douze à dix-neuf heures par semaine à la collecte de leurs aliments, essentiellement des végétaux. Dans le lointain passé, le choix des espèces comestibles a certainement résulté d'« apprentissages » transmis à la descendance : les Gorilles agissent de la même façon. Ces Singes anthropoïdes utilisent même des plantes pour se soigner, comme le rapporte Sabrina Krief¹ : le choix de l'espèce consommée (jeunes pousses, feuilles, écorces...) est lié au trouble présenté par l'animal ! L'observation ancestrale, par les guérisseurs autochtones, de ces pratiques d'automédication les aurait guidés dans l'élaboration de leurs remèdes.

Mais l'Homme fait mieux. Les récits d'explorateurs des siècles passés, concernant des peuples encore proches de la Nature, rapportent certaines pratiques témoignant d'une grande habileté dans la détoxification des aliments dangereux. Ainsi, au cours du voyage de James Cook en 1770, l'équipage remarqua que des aborigènes australiens mangeaient des graines de *Zamia* (une Cycadale); certains marins les ayant imités furent très malades, et des porcs moururent en consommant ces graines. Les indigènes, sachant éliminer ce poison, durent considérer que les hommes blancs étaient ignares ! De nombreuses autres plantes doivent être détoxifiées avant consommation : des fruits de Solanacées, certains tubercules d'Aroïdées, les Ignames, le Manioc... Mais, comme le remarque J.-R. Harlan, « nous ne devons pas être surpris que les peuples cueilleurs connaissent tant de choses sur les plantes. Ils sont les vrais botanistes professionnels, leur vie dépend d'une bonne connaissance des plantes ». Notons que les Singes anthropoïdes, bien qu'ils « choisissent » leur nourriture végétale, ne maîtrisent pas ces méthodes.

Les toxines des plantes alimentaires

Beaucoup de plantes de l'alimentation courante contiennent des substances toxiques en faible quantité : celles-ci ne semblent pas avoir d'action néfaste dans des conditions d'utilisation raisonnable.

La Pomme de terre est consommable sans danger à condition de préciser la partie de la plante utilisée. En effet, ses feuilles et ses fruits sont très toxiques. Les tubercules laissés à la lumière verdissent, et contiennent alors, eux aussi un alcaloïde toxique, la *solanine*, en quantité suffisante pour provoquer des troubles. En fait, cette substance existe aussi à l'état de traces dans les tubercules que nous consommons.

Si la Pomme de terre était aujourd'hui une nouveauté, serait-elle autorisée en vertu du principe de précaution, dans l'alimentation humaine ?

Certains de ces « poisons » aux effets inattendus sont parfois utiles. Divers végétaux (Soja...) contiennent des molécules proches des hormones œstrogènes, mais leurs effets (stérilité, croissance anormale) n'ont été mis en évidence que chez les animaux.

Les isoflavones contenues dans le Soja limiteraient le développement du cancer du sein et de la prostate.

Le littoral de l'Europe occidentale lui offrait le choix entre le Chou sauvage, le Cranson (antiscorbutique), le Radis maritime, le Céleri, la Betterave et les Arroches des terres salées. Plusieurs espèces d'Asperges croissaient sans doute près de la Méditerranée, avec divers Aulx (genre *Allium*) dont la Ciboulette, cueillie dans les marais, avec laquelle il assaisonnait ses rôtis de Bison. Diverses Ombellifères à tubercules, les

«noix de terre» (Conopode, Carum...) fournissaient des glucides, ainsi que les nombreux fruits pour ses desserts : Airelles, Canneberges, Mûres arctiques dans la toundra, Pommes, Poires, Nêfles sauvages, Framboises... sur les terres un peu plus chaudes. Tous ces végétaux, encore présents aujourd'hui dans leurs biotopes naturels, ont été à l'origine de nombreuses variétés cultivées.

On constate que, même dans les déserts d'Australie ou du Kalahari, les peuples cueilleurs trouvent suffisamment de nourriture végétale. En Namibie, la noix de mongogo, fruit d'un arbuste sauvage du désert (*Ricinodendron rautaneii*, Euphorbiacées) se conservant toute l'année et très nutritive, est la base de l'alimentation.

Alors que les sources de nourriture sont abondantes et diversifiées dans les régions tropicales humides, les populations paléolithiques de l'Europe tardi-glaciaire ne disposaient en revanche que d'un nombre limité de végétaux comestibles (encadré ci-dessus). Près du littoral, ces peuples ont dû aussi consommer des Algues (c'est actuellement une mode...); mais ce groupe de végétaux a maintenant des usages multiples (voir l'encadré p. 248).

De la cueillette à l'agriculture

L'action de l'Homme sur le milieu naturel commence dès l'utilisation du feu et de l'outil. Ainsi, la récolte de tubercules dans le sol provoque son remaniement, esquisse du labour. En Australie, dans les secteurs où abondent les Ignames (genre *Dioscorea*), les aborigènes, après la récolte des tubercules, en replacent des fragments dans la terre remuée – début rudimentaire de culture, les obligeant aussi à rester sur place : il faut attendre la récolte.

Ainsi, en se sédentarisant et en pratiquant les premières cultures, généralement sur brûlis, l'Homme a commencé à transformer radicalement les milieux naturels : nous en constatons encore les effets. Il semble que ces pratiques, initialement rituelles ou sociales, aient précédé

Nécessité vitale : qui pourrait reprocher à une famille de paysans de créer, pour un modeste potager, une clairière dans l'immense forêt malgache, où il retrouve par ailleurs fruits, gibier et plantes médicinales ? Mais si cette pratique se multiplie... ?



Les fouilles archéologiques renseignent sur la nature des plantes consommées et cultivées à chaque époque. Outre quelques espèces alimentaires d'Europe occidentale (voir l'encadré p. 239), c'est au Proche-Orient, dans la région du Croissant fertile (Syrie, Jordanie, Irak...) que fut réalisée, vers 7 800 avant J.-C., la domestication des céréales (Blé et Orge) et de certaines Légumineuses (Lentilles, Pois, Pois-chiche...). En France, la plus ancienne trace de culture de céréales se situe à Châteauneuf-lès-Martigues (Bouches-du-Rhône) et date de 5 000 av. J.-C. Ce site correspond à un courant de propagation des cultures le long de la Méditerranée. Un autre courant, en provenance de la vallée du Danube, atteint la France par le Bassin parisien vers 4 000 av. J.-C. À cette époque, et dans le millénaire suivant (milieu du Néolithique), la déforestation par brûlis en vue de l'agriculture se géné-

ralise, et s'étendra durant l'âge du fer. Elle est à l'origine de modifications du paysage, et notamment de l'extension, sur les terrains siliceux, des landes à Bruyères jusqu'alors localisées au littoral occidental et à de rares stations intérieures.

La culture du froment devient dominante de 3 000 ans av. J.-C. jusqu'au ^{xv}^e siècle. La fouille d'un grenier à céréales du ^{xiv}^e s. près de Durfor, dans la vallée du Tarn, permet de retrouver 21 espèces de plantes cultivées parmi lesquelles Seigle, Blé, Millet, Orge vêtue, Fève, Pois chiche, Lentille... Des graines de mauvaises herbes, mêlées aux précédentes, témoignent de la nature des sols de culture selon les espèces en cause (calcaricoles, acidophiles, hygrophiles...)².

La découverte du Nouveau Monde a fortement enrichi, à partir du ^{xvi}^e s., la liste des plantes cultivées en Europe.

l'agriculture au sens propre. Au Néolithique, celle-ci a permis d'augmenter grandement la productivité par rapport à l'activité de cueillette, mais au prix d'un énorme surcroît de travail.

Cependant, les nouvelles biocénoses ainsi créées sont à la fois fragiles et instables. Leur fragilité tient à la densité du peuplement de la plante cultivée, qui en fait une proie rêvée pour les ravageurs et les parasites et l'expose en outre à des destructions massives en cas d'aléas climatiques. Leur instabilité tient à la puissance de la dynamique végétale (cf. chap. 8), dont la première manifestation est l'invasion du champ par les « mauvaises herbes » vivaces.

Dans le Sud-Est asiatique, l'évolution des sociétés s'accompagne de l'importance croissante du Riz, à la fois aliment, monnaie d'échange et moyen de prestige. Les recherches archéologiques menées dans ces pays ont permis de comprendre comment, depuis 6 500 ans, il a joué un rôle essentiel dans l'évolution des sociétés préhistoriques. Sur les riches terres favorables à sa culture, il a permis, par l'obtention de surplus alimentaires, de fixer une population de plus en plus nombreuse, suscitant l'apparition de chefs (héréditaires...) et la centralisation du pouvoir sur ces concentrations humaines. Les ensembles culturels monumentaux, comme ceux d'Angkor, sont là pour en témoigner.

Les plantes cultivées croissent généralement en pleine lumière et craignent la concurrence des autres végétaux. L'Homme leur fait place en défrichant la forêt, qui lui fournit (s'il ne l'a pas brûlée...) le bois utilisable pour le chauffage, la cuisson des aliments, les constructions, les navires. Dans les conditions naturelles, l'agriculture n'est rentable qu'en dehors des stations aux fortes contraintes écologiques : déserts froids ou chauds, sol trop pauvre ou trop mince, marais... La présence de la forêt est le signe de l'adoucissement de ces contraintes, et trop souvent une « invitation » à la mise en culture. Signe parfois trompeur pour la sylvie équatoriale, dont le sol se révèle souvent infertile après défrichement.

Des perturbations bénéfiques pour la flore

Le développement de l'agriculture a provoqué une extension considérable des espaces perturbés. Après déforestation, les sols découverts sont travaillés afin de les rendre meubles. Certaines espèces, présentes dans les premiers stades de colonisation des sables mobiles ou des éboulis, occupent ces terrains remués, deviennent compétitrices de la plante cultivée et à ce titre «mauvaises herbes». Dans les premiers temps de l'agriculture, le champ n'est pas cultivé de manière permanente, et la dynamique végétale reprend ses droits à chaque abandon. Les friches ou jachères ainsi formées sont pâturées, ce qui sélectionne les espèces vivaces résistant à ce traitement et retarde le retour à la forêt. L'action de l'Homme et de son bétail provoque la diversification du paysage végétal selon trois modalités, distinguées dès l'Antiquité: le champ cultivé (*ager*), l'espace pâturé, friche ou prairie (*saltus*) enfin la forêt (*sylva*).

Les progrès de l'agriculture permettent la réduction de la jachère grâce à la pratique des assolements; au XVIII^e siècle la Betterave et la Pomme de terre sont cultivées en alternance avec les céréales. Le bétail est alors nourri à partir de biotopes spécialisés: pelouses sèches à ovins, prairies permanentes, souvent issues du drainage de marais, pacagées ou fauchées, le foin récolté constituant la nourriture d'hiver des animaux.

Ces diverses pratiques ont provoqué une forte diversification de la flore, plus ou moins spécialisée en fonction du traitement de chaque milieu. Dans les champs se maintient longtemps un cortège de «mauvaises herbes». Certaines sont indigènes, comme des *Iberis* ou la Linnaire couchée (*Linaria supina*) des éboulis calcaires, beaucoup d'autres originaires du berceau de la plante cultivée (Bleuet d'Asie mineure accompagnant les céréales, Chenopodiacées du cortège maritime de la Betterave...). Les champs de Lin, les rizières de Camargue, furent accompagnés par un ensemble d'espèces d'une grande originalité. Ces «messicoles» trouvent dans les cultures une concurrence réduite; ce sont en majorité des annuelles à cycle de végétation court, produisant une très grande quantité de graines petites et à longue persistance (Coquelicots), parfois aussi des vivaces à forte multiplication végétative (Chiendent...). La flore des prairies pacagées ou de fauche, également héliophile et très diversifiée, est cependant d'origine moins lointaine,



 Depuis le Néolithique, les agriculteurs ont profondément imprimé leurs marques sur le paysage végétal, créant des biotopes diversifiés à flore originale. Ce vallon de l'ouest du Portugal (Serra de Montejunto) montre d'avant en arrière une pelouse pacagée fleurie d'*Orchis italica*, des vignobles et des vergers en terrasses, des cultures céréalières. Une nouvelle biodiversité a remplacé celle de la forêt originelle.



 **Soumises depuis des siècles à la fauche**, les prairies alpines comme celles de plaine ont acquis une flore diversifiée.



 **Cet enclos de pierres sèches** a servi de reposoir pour les Moutons. Des plantes nitrophiles s'y développent en masse : l'Aconit napel, aux inflorescences violettes, le Cirse épineux aux capitules jaunes (Alpes suisses).

les troupeaux de grands herbivores et divers phénomènes naturels ayant assuré la présence de clairières herbeuses en forêt avant toute intervention humaine.

Avec la sédentarisation se créent d'autres milieux. L'accumulation de déchets riches en azote est une aubaine pour les plantes nitrophiles qui prolifèrent autour des villages. Les chemins piétinés aux abords des habitations offrent un sol tassé, peu aéré, temporairement humide, conditions que supportent la Potentille des Oies ou divers Plantains. Cette flore anthropique est dite « rudérale » car elle persiste longtemps dans les ruines des hameaux abandonnés, ruines où s'installent aussi des espèces saxicoles : Mousses, Lichens et quelques plantes à graines.

L'industrialisation de l'agriculture, l'impact sur la flore

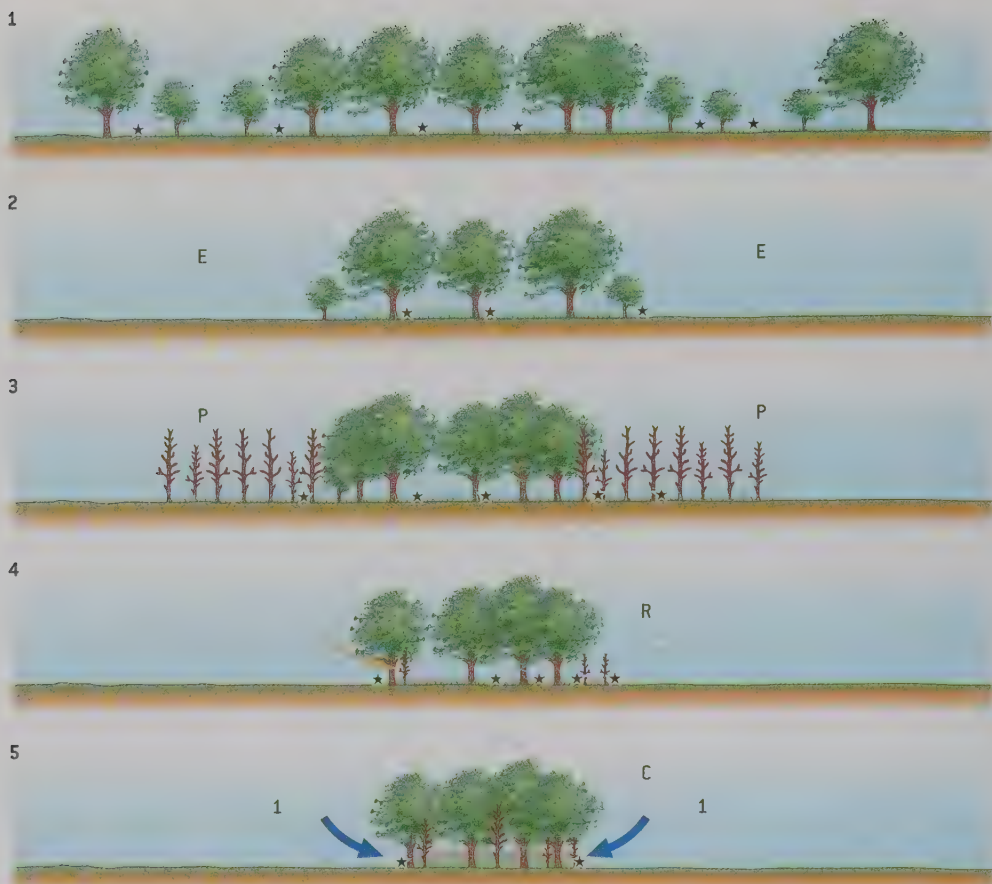
L'industrialisation de l'agriculture au XX^e siècle a augmenté massivement le potentiel d'occupation et de destruction de l'Homme. À l'action diversifiante des pratiques agricoles traditionnelles s'oppose l'effet banalisant de la société industrielle. L'uniformisation des végétaux cultivés, réduits à quelques cultivars de chaque espèce, s'accompagne de celle des biotopes, soumis aux engrais et amendements qui « gomme » les caractères du sol.

L'emploi des herbicides, quant à lui, réduit la diversité des adventices de cultures. En revanche, des vivaces plus agressives deviennent de mauvaises herbes, notamment dans les vignobles et les champs de maïs. Des plantes indésirables qui auraient dû disparaître sous l'effet d'un herbicide deviennent parfois envahissantes si le même type d'herbicide (en particulier les triazines) est utilisé durant de nombreuses années. Des mutations rendent résistante la descendance de ces plantes (cf. chap. 10) par un processus connu ; les triazines agissent en se fixant sur une protéine particulière intervenant dans la photosynthèse, ce qui conduit à la mort de la plante indésirable. Toute mutation modifiant cette protéine rend inefficace l'herbicide en empêchant cette fixation, et la mauvaise herbe, alors réfractaire, peut se développer abondamment, la concurrence des autres végétaux étant faible. Cette étonnante « revanche » du génie végétal face à l'agression humaine est fréquemment observée.

Abandon de pratiques traditionnelles et disparitions d'espèces

Certaines méthodes de culture, considérées comme non rentables, sont maintenant abandonnées, ce qui conduit à transformer le paysage. Dans les régions d'agriculture intensive ne persistent plus que le champ cultivé et la forêt, stade terminal des séries de végétation (cf. chap. 8). Les formations végétales intermédiaires (pelouses pacagées, landes...) à flore originale, ont été éliminées car jugées improductives.

Le pâturage, qui stabilisait ces formations herbacées par le broutage des arbustes pionniers, a pratiquement disparu, ce qui a provoqué le reboisement en quelques décennies. Les plantes héliophiles, nombreuses et souvent spectaculaires comme les Orchidées, qui font l'intérêt et l'ornement de ces milieux, régressent et finissent par disparaître. Elles ne se maintiennent plus que dans de rares stations où des circonstances



★ a b



Le bois de la Bardolle, une précieuse relique.

- État normal au XVIII^e siècle : chênaie [C], coupée de clairières ; flore rare d'ombrage (semi-héliophile) : a. au sein de la végétation herbeuse, b. des pelouses et du bois clair.
- Situation après le défrichement de 1802 ; entourée de cultures extensives [E] et sans doute durant de longues périodes plus ou moins abandonnées avec retour au savat, la végétation de la bande boisée se maintient sans modifications.
- Situation vers 1910 : la pinède (P) couvre la majeure partie de la région, la flore semi-héliophile de la Bardolle s'étend de nouveau.
- Peu de temps après le défrichement des pinèdes, vers 1950 en R, un boqueteau résiduel envoie des semis de Pins dormants de jeunes sujets là où pénètre latéralement la lumière (flèche fine).
- Situation actuelle : le bois est encadré par des cultures intensives [1] ; l'apport d'engrais favorise la densification de la forêt et l'épaississement du sous-bois ; les espèces rares craignant l'ombre épaisse sont rejetées sur les marges et subissent de plein fouet l'action des engrais et surtout des herbicides (flèches épaisses).

particulières, souvent du fait de l'Homme, empêchent le boisement. Ainsi, les talus d'autoroutes peuvent conserver une biodiversité intéressante.

L'exploitation ancienne de certains milieux (extraction de la tourbe, de la terre de bruyère...) permettait temporairement la survie de plantes très spécialisées (le Lycopode inondé ou des carnivores comme les Droséras ou les Grassettes). Ces pratiques étant abandonnées, beaucoup de ces espèces ont disparu. On peut espérer les faire réapparaître

dans les réserves naturelles ou d'autres milieux protégés, en reproduisant les techniques anciennes d'exploitation. Ainsi, en forêt de Rambouillet (Yvelines), le creusement de fossés mettant à nu le sol d'une lande tourbeuse a permis la réapparition, après une éclipse de 150 ans, du *Lycopodiella inundata*.

Les landes sur sol acide, issues de la déforestation suivie par l'abandon des cultures, étaient autrefois stabilisées grâce à une exploitation régulière : fauchage pour la récolte de litière, pâturage, récolte de terre de bruyère, cultures temporaires après brûlis (essartage et écobuage)... Toutes ces pratiques disparues ont permis à la forêt de se réinstaller aux dépens des plantes de lumière qui régressent peu à peu.

Ces modifications des activités humaines modèlent le paysage selon les potentialités de la végétation ; on peut parfois en reconstituer l'histoire, ainsi, au bois de la Bardolle, près de Châlons-en-Champagne (ci-contre).

Dans les villes même, certains végétaux spontanés tentent une reconquête difficile mais souvent surprenante : drageons de Peuplier soulevant les pavés, une Orchidée (*Epipactis helleborine*), apparaissant en plein Paris, Coprins perçant le bitume... belle illustration de l'opportunisme du végétal, qui profite des moindres circonstances favorables. Dès que la pression de l'Homme se relâche, les végétaux sont incontestablement vainqueurs.

Les plantes, sources de matériaux et bases de la mode

Les végétaux ne sont pas seulement nourriciers. L'Homme a su en tirer parti pour tous les aspects fonctionnels, sociaux et spirituels de sa vie. Dès ses origines, il a couvert ses abris de branchages, de roseaux, de chaumes... et son corps de productions végétales analogues, ébauches du vêtement. Des parties végétales fibreuses ne demandent à cet égard aucune préparation particulière : ainsi des feuilles entrelacées, des lambeaux d'écorces battues et les fibres des



En forêt de Rambouillet (Yvelines) gestion des fossés permettant l'implantation du *Lycopodiella inundata* (cf. photo p. 41) et de Droséras. Plus loin, la végétation s'est développée, compromettant le maintien de ces espèces héliophiles. Un décapage superficiel au bout de quelques années permettra une nouvelle implantation.



Près du lac de Neusiedl, à la frontière austro-hongroise, exploitation des Roseaux (*Phragmites australis*) pour les toits de chaume et les canisses.



Le Chêne-liège (*Quercus suber*) est particulièrement bien protégé par une épaisse couche de liège [L]; [I]: liber, [B]: bois. Une fois prélevé (démasclage), un liège plus compact se forme qui peut être de nouveau exploité. Celui-ci, tissu végétal isolant et imputrescible, a une utilisation très ancienne. Dans l'antiquité gréco-romaine, il servait à boucher les amphores et à édifier des ruches. Ce n'est qu'au ^{xvii}^e siècle que son usage pour la conservation du vin a pris son essor.

Les plantes textiles

Leurs fibres sont tirées d'organes variés :

- de fruits (ex. : enveloppe de noix de coco) ;
- de graines dont le tégument porte des soies (ex. : Cotonnier, Kapokier. ...) ;
- des tiges fibreuses (ex. : Lin, Chanvre, Jute, Ramie...) ;
- de feuilles fibreuses (ex. : Sisal) ;
- de gaines foliaires (ex. Chanvre de Manille, ou Abaca).

Textile	Nom botanique	Famille	Origine
Cotton	<i>Gossypium</i>	Malvacées	Tropicale
Kapok	<i>Bombax</i>	Bombacacées	Tropicale
Lin	<i>Linum usitatissimum</i>	Linacées	Tempéré
Chanvre	<i>Cannabis sativa</i>	Cannabinacées	Tempéré
Jute	<i>Corchorus</i>	Malvacées	Pakistan-est
Ramie	<i>Boehmeria nivea</i>	Urticacées	Asie tropicale
Sisal	<i>Agave</i>	Agavacées	Mexique
Abaca	<i>Musa textilis</i>	Musacées	Philippines

noix de coco (pagnes polynésiens), les lames de liber du *Thuja plicata*, dont les indigènes des montagnes Rocheuses enveloppaient leurs bédés...

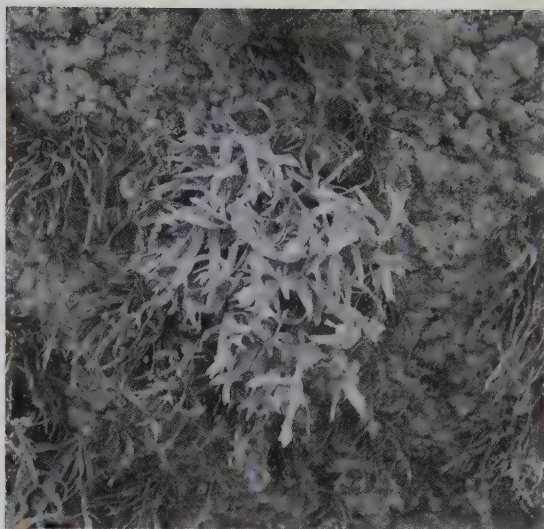
La sparterie et la vannerie ont précédé l'art du textile. La préparation des fibres destinées à être filées, puis tissées, est le fait de civilisations plus évoluées. La première opération est le rouissage : il consiste à laisser pourrir dans l'eau des plantes textiles, ce qui libère leurs fibres souples et résistantes, constituées de cellules de soutien allongées atteignant 4 à 8 cm de longueur.

Ici encore, l'Homme fit appel aux végétaux pour agrémenter de couleurs variées, souvent porteuses de significations magiques ou sociales, les tissus obtenus à partir des matériaux précédents. Jusqu'à la fin du ^{xix}^e siècle, les sources de

matières colorantes furent divers oxydes minéraux, des sécrétions animales, celles de Mollusques (Murex, Pourpres...) et d'Insectes, comme les Cochenilles. Mais les plantes furent, depuis plus de quatre millénaires, les sources principales d'innombrables couleurs que l'on peut admirer sur les vêtements, les tapisseries et les œuvres picturales de toutes époques. Si les multiples productions colorées sont dues au génie végétal, comment ne pas admirer le génie humain qui a su en tirer parti depuis la plus haute Antiquité, sachant



Le Pastel [*Isatis tinctoria*].



Le *Rocella tinctoria* entre encore dans la fabrication de l'orseille, colorant alimentaire [E121, aujourd'hui interdit !].

découvrir et utiliser, à l'aide de procédés complexes de teinture, des pigments masqués dans des plantes (Indigotier, Pastel) qui n'ont aucun organe de teinte bleue³ ! Quel teinturier génial a pu découvrir, dès l'Antiquité, qu'un pigment bleu était dissimulé dans cette Brassicacée à fleurs jaunes d'origine asiatique, mais cultivée de longue date ? Pour le démasquer, il faut faire subir aux feuilles une série d'opérations complexes : broyées en une pâte soumise à deux fermentations espacées d'un an, celle-ci donne le précieux pigment.

Les Champignons et surtout les Lichens furent aussi utilisés en teinturerie. Certains de ces derniers confèrent aux tweeds écossais et irlandais leur teinte rousse ou brune, leur parfum caractéristique et leurs propriétés antimites. Les *Rocella*, des rochers maritimes soumis aux embruns, donnent, par une réaction ammoniacale (macération dans l'urine fermentée !) une teinture rouge.

Les plantes tinctoriales, comme les épices, donnèrent lieu à des échanges commerciaux considérables, que l'on peine de nos jours à imaginer. Dès le ^{xv}^e siècle, des centaines de milliers de tonnes de teinture étaient importées chaque année en Europe, et la recherche de produits de plus en plus variés et performants suscita de nombreux voyages et de multiples explorations : les plantes furent

« Des goûts et des parfums qui firent courir le monde »

Les épices et le poivre d'Orient étaient déjà utilisés dans l'Antiquité. Leur consommation au Moyen Âge tourna parfois à un fol engouement coûtant à l'Occident des fortunes immenses. Moyens de diversifier la nourriture et son goût, ces substances possèdent aussi des vertus thérapeutiques dont l'usage culmina dans nos pays de la Renaissance au ^{xviii}^e siècle. D'abord réservées aux plus riches, elles devinrent d'un usage courant dans la cuisine. Utilisées initialement dans leurs régions d'origine, les épices furent peu à peu connues en Occident. Si Charlemagne eut le mérite de faire découvrir les aromates méditerranéens aux Européens, les épices tropicales atteignirent l'Europe depuis l'Inde via les Perses, les Grecs et les Romains. Elles suscitérent les grandes expéditions de découvertes des ^{xv}^e et ^{xvi}^e siècles (Christophe Colomb, Vasco de Gama...) et furent à l'origine du développement de voies commerciales importantes, les célèbres « routes des épices ».

• En agriculture

Le ramassage du goémon, Algues brunes abandonnées par la marée (goémon d'épave), ou récolté (goémon de coupe) sur les côtes bretonnes pour l'agriculture est une activité traditionnelle; elle fut depuis longtemps réglée par des lois (Ordonnances de Colbert, 1681). Le pouvoir de concentration des ions contenus dans l'eau de mer par les Algues a été également exploité. Brûlé dans des fours, le goémon fournissait la potasse et la soude utilisées par les verriers. Ces Algues firent aussi fonctionner (de 1900 à 1930) de nombreuses usines d'extraction de l'iode, produit très coûteux; cette activité cessa quand l'iode fut extrait du guano chilien à un prix beaucoup plus faible.

Ce pouvoir de concentration existe aussi chez les Algues calcaires (Lithothamniées); elles forment en Bretagne le «maerl», source de calcaire utilisé comme amendement des sols acides, fréquents dans cette région.

Aujourd'hui, on tire d'Algues marines, des extraits fertilisants utilisés en pulvérisations foliaires. Ils contiennent à la fois des oligoéléments et des hormones végétales (cytokinine, gibbérelline).

• Des Algues dans l'assiette

Des chefs prestigieux de la nouvelle cuisine mettent à leurs menus diverses spécialités à base d'algues. Celles-ci interviennent également dans des préparations vendues dans certains supermarchés. Des cultures d'algues alimentaires, comme celle de la Phéophycée *Undaria pinnatifida* sont pratiquées aujourd'hui sur les côtes françaises.

La consommation d'Algues est toujours très prisée en Asie du Sud-Est et au Japon, où l'espèce alimentaire la plus utilisée est le nori (*Porphyra*, Algue rouge), suivi par le kombu, préparé à partir de diverses Laminaires et par le wakamé*, à base de l'Algue brune *Undaria pinnatifida*. Divers produits cités ci-dessous interviennent aussi dans l'industrie alimentaire.

• Les phytocolloïdes

Ces substances plus ou moins gluantes sont des constituants glucidiques abondants de la paroi cellulaire de nombreuses algues marines. En France, elles représentent aujourd'hui le marché le plus important concernant ces végétaux. Les phytocolloïdes ont de multiples usages, notamment dans le domaine agroalimentaire où ils sont utilisés comme épaississants, gélifiants ou stabilisants des potages, pâtisseries et produits laitiers (yaourts, glaces...). Ils se répartissent en trois groupes:

- les alginates, extraits d'Algues brunes (Laminaires, Fucus, Ascophylle...);
- les carraghénanes (de «carraghéen», nom irlandais du *Chondrus crispus*), produits surtout par des Algues rouges (*Chondrus*, *Mastocarpus stellatus*...);

– les agars, extraits d'autres Algues rouges, en particulier des genres *Gelidium* et *Gracilaria*.

• Médecine, thalassothérapie, cosmétiques...

Quelques algues font partie de la pharmacopée traditionnelle: riches en iode, les cendres du Fucus vésiculeux furent judicieusement utilisées pour combattre les affections thyroïdiennes; les bronchites étaient soignées par *Griffithsia corallina*, qui accumule beaucoup de soufre, les Corallinacées, Algues rouges calcaires, fournissent des implants biologiques pour les greffes en chirurgie osseuse.

Actuellement, l'engouement pour les produits «naturels» et les «médecines douces» engendre la multiplication de préparations, d'usage interne ou externe, à base de concentrés ou d'extraits d'algues, et provoque l'essor de la thalassothérapie...

*Maintenant sur nos marchés.



Four pour le brûlage du goémon (île Melon, Finistère).

ainsi à l'origine de la découverte de régions inconnues du globe ! La fin du XIX^e siècle mit un terme à cette dépendance vis-à-vis des plantes tinctoriales, par la découverte de pigments synthétiques, surtout ceux dérivés de l'aniline. Ainsi, dans le Midi de la France, les cultivateurs de la Garance, plante fournissant le rouge d'alizarine, furent ruinés...

De l'écriture... au logement

Longtemps peints ou gravés sur des parois rocheuses ou les murs des temples, dessins puis écritures ont bénéficié depuis l'antiquité de supports infiniment plus pratiques. Dès la première dynastie pharaonique, voici quatre millénaires, les Égyptiens ont fixé des textes et réalisé d'admirables peintures en transformant les fibres des tiges du *Cyperus papyrus* en de précieux et fragiles rouleaux de papyrus. Vingt siècles plus tard, les Chinois utilisèrent des plaques de bambou pour leur calligraphie avant d'inventer, au XI^e siècle de notre calendrier le moyen d'obtenir un mince feutrage de fibres cellulosiques végétales : le papier. Il fallut des siècles pour qu'il se substitue au parchemin en Europe occidentale. Entre-temps, les copistes trempaient dans l'encre (parfois aux couleurs végétales) le roseau fendu ou la plume d'oie...

Si, dans nos pays occidentaux, les habitations doivent beaucoup au monde minéral, il reste de nombreuses régions où des matériaux végétaux entrent principalement dans la construction des maisons. Le bois, sous ses divers aspects, depuis les rondins des maisons scandinaves ou des isbas sibériennes jusqu'aux produits sophistiqués des charpentes modernes en lamellé-collé, présente des propriétés précieuses d'isolation, de résistance et de flexibilité grâce à son architecture cellulaire.

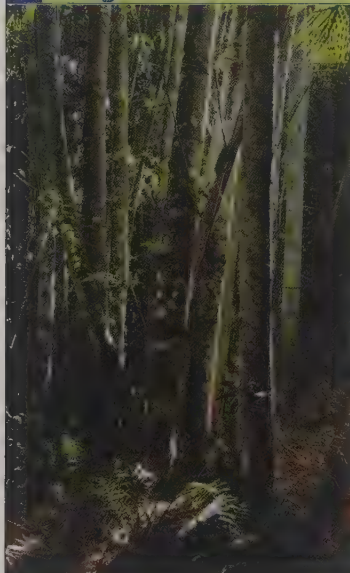


Originaire des berges du Nil, le Papyrus (*Cyperus papyrus*) a une unique station européenne près de Syracuse (Sicile), où l'on peut admirer ses panaches vaporeux.



Tourbières en exploitation dans l'Aisne, où la tourbe, extraite manuellement avec le « grand louchet », fut un combustible domestique jusqu'en 1960.

Les géniaux Bambous : abri, combustible, source de nourriture



Les Bambous sont des Graminées (famille des Poacées) comme « l'herbe » de nos pelouses. Il en existe un millier d'espèces, dont les plus grandes atteignent 25 m de hauteur (ex. : *Phyllostachys pubescens*), les plus petits étant utilisés comme gazon dans les jardins japonais. Certaines espèces battent des records de vitesse de croissance (jusqu'à 120 cm en 24 heures). Doués d'une multiplication végétative importante grâce à un réseau de rhizomes extrêmement dense (jusqu'à 10 m par m²), les bambous stabilisent le sol. Ainsi les Japonais se réfugient s'ils le peuvent dans les bamboueraies en cas de tremblement de terre : la terre ne s'y fissure pas !

Matériau de toute une civilisation, le Bambou a de multiples usages : on consomme ses pousses de bonne valeur nutritive, on en fait de la pâte à papier, des meubles, des objets de vannerie, des échelles, des manches de couteau... C'est également un combustible (1 kg de Bambou = 0,5 kg d'équivalent pétrole). C'est aussi un brise-vent, et un matériau de construction pour des maisons, mais également pour des échafaudages : il est plus souple que l'acier et aussi plus résistant à la traction (jusqu'à 3,5 tonnes/cm², trois fois plus que l'acier), et toujours utilisé lors de la construction, même celle des immeubles les plus modernes en Asie du sud-est.

 **Les chaumes des Bambous** ont une structure comparable à celle de la tige du Blé, à une autre échelle !



a  **Deux contributions des végétaux à l'architecture :** **a.** Le tuf calcaire, édifié par les sources incrustantes, est un matériau de construction léger et résistant largement utilisé dans le Briançonnais (ici : le clocher de l'église romane de la Salle-les-Alpes) ; **b.** Les églises en « bois debout » de Norvège, témoignages du talent des architectes vikings : celle de Borgund, à l'Est de Bergen, date de 1150.



D'autres matériaux végétaux interviennent aussi dans les constructions : écorce de Bouleau, Roseau (Phragmites) ou Seigle pour les toits de chaume. Dans le sud-est asiatique, les Bambous élaborent des tiges aux propriétés mécaniques remarquables.

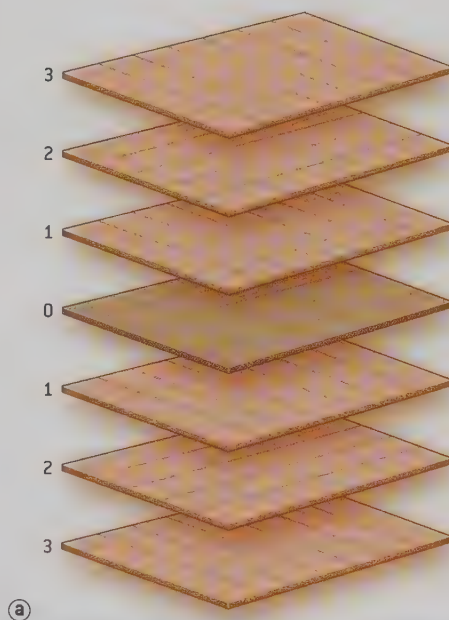
Les végétaux peuvent aussi être à l'origine de certaines roches poreuses, les « tufs », utilisées pour la construction de clochers ou de voûtes dans de nombreuses régions pour leurs propriétés isolantes et leur légèreté (voir ci-contre). Les tufs résultent de la prolifération de plantes aquatiques, surtout des Mousses et des Algues, croissant dans des sources aux eaux chargées de calcaire dissous. Leur photosynthèse provoque la précipitation de carbonate de calcium (cf. chap. 8) qui les enserre, laissant après leur mort des vides qui occupent une forte proportion du volume de la roche.

Le monde végétal contribue en outre au chauffage des habitations. Les combustibles sont non seulement le bois, mais aussi les tourbes, les charbons, les pétroles et le gaz naturel, toutes formes d'énergie solaire fossilisées par la photosynthèse.

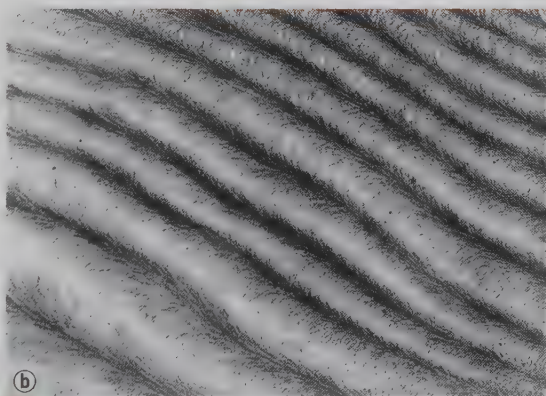
Botanique et bionique

L'Homme ne fait pas qu'utiliser les propriétés des plantes qu'il a choisies ou sélectionnées. Mais celles-ci nous offrent, en outre, de multiples modèles de matériaux et/ou de structures dignes d'intérêt pour les artisans comme pour les ingénieurs. Ainsi, le contreplaqué, à la fois très solide et flexible, a été inventé par les plantes bien avant que l'Homme en ait eu l'idée. L'étude en microscopie électronique des parois cellulaires révèle en effet que leur structure est tout à fait comparable : de part et d'autre d'une lamelle médiane, les fibrilles de cellulose qui les constituent sont disposées en fines couches superposées différant par leur orientation, chacune décalée d'un angle faible par rapport à la précédente. Le contreplaqué se borne plus simplement à superposer à angle droit deux feuilles du même bois.

Les plantes sont aussi les championnes de la construction tubulaire légère. Ainsi, les tiges creuses (ou chaumes) des Graminées sont en tubes à parois elles-mêmes armées de faisceaux de fibres. Cette structure permet, avec une quantité minime de matière, l'élaboration d'une tige de grande taille, dressée mais flexible. D'autres modèles végétaux ont été



(a)

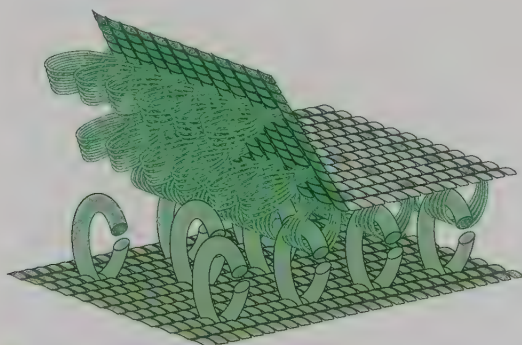


(b)

Ressemblance entre le contreplaqué technique (a) et biologique (b. paroi cellulaire végétale vue en coupe au microscope optique sous lumière polarisée analysée) : le décalage de l'orientation fibrillaire d'une couche à l'autre rend l'ensemble particulièrement résistant aux déformations. [D'après Coineau et Kresling.]



Les inflorescences de la Bardane (ici *Arctium tomentosum*, Astéracée) ont inspiré le système d'accrochage de la bande Velcro (ci-dessous).



Les boucles sectionnées de l'un des rubans Velcro, dans lesquelles s'accrochent les boucles fines, sont analogues aux crochets de la Bardane dans lesquels s'emmêlent la fourrure d'un animal ou nos propres vêtements. [D'après Coineau et Kresling.]



Une bande de papier, tenue par une extrémité, fléchit mais reste rigide si on l'a au préalable, pliée en long. Ce principe est mis à profit chez les Palmiers (a. *Trachycarpus*) et par les architectes (b. l'entrée du tunnel du Mont-Blanc). [D'après Coineau et Kresling⁴.]



Capitule épineux du «Cabaret des oiseaux» (*Dipsacus sylvestris*) [Dipsacacées]. Une espèce voisine, le Chardon à foulon (*D. fullorum*), a autrefois été cultivée pour ses inflorescences ou «cardes» qui servaient à carder la laine.



Quelques utilisations traditionnelles de plantes sauvages françaises : **a. Pour la lessive** : la Saponaire (*Saponaria officinalis*) au nom évocateur ; **b. les racines de la grande Gentiane** (*Gentiana lutea*) sont à la base de boissons apéritives ; **c. L'Arnica** (*Arnica montana*), souverain contre les contusions : espèce des montagnes, où les risques de chutes sont multiples !

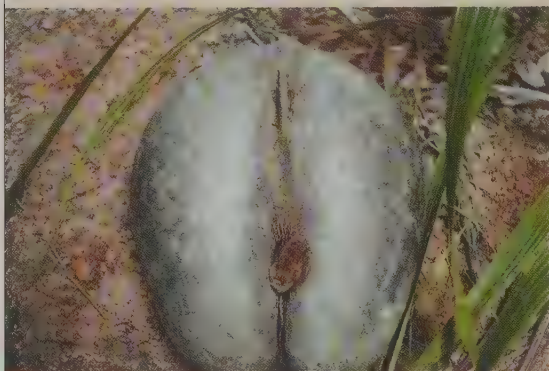
construction d'une remarquable aile volante. Dans un tout autre domaine, l'observation des capitules de Bardane, s'accrochant aux vêtements avec une « conviction sans égale » a fourni à Georges de Mestral l'idée du Velcro. L'étude scientifique de modèles naturels est l'objet de la **bionique**, discipline récente, pleine de promesses et de réalisations en de nombreux domaines, fondée sur la transposition du « génie » de la Nature.

Les plantes et le savoir populaire

Longtemps les habitants des campagnes utilisèrent les « herbes » dont leurs lointains ancêtres avaient découvert diverses propriétés. Cette science populaire a été souvent considérée avec condescendance. Fortement négligée aujourd'hui au profit de disciplines plus immédiatement rentables ou prestigieuses, l'étude des plantes est pourtant encore source d'intérêt scientifique et de profits économiques. Parfois considérés avec dédain (une tâche de collectionneur...), les inventaires systématiques minutieux restent une tâche essentielle, notamment dans les régions encore insuffisamment étudiées.

L'utilisation thérapeutique des végétaux pour éviter et/ou soigner les maladies, ou simplement pour revigorer un organisme affaibli, remonte à la plus haute Antiquité, en fréquentes relations avec des pratiques magiques⁵. À son profit ou à ses dépens, l'Homme, depuis toujours, apprit à reconnaître les qualités bienfaisantes ou nocives des plantes qui l'entouraient. Dès 1500 av. J.-C., des représentations d'espèces médicinales figurent sur les monuments égyptiens, syriens et perses. Les monnaies de Cyrène (800-200 av. J.-C.) sont ornées du *Sylphium*, une Apiacée du genre *Ferula*, disparue aujourd'hui à la suite de son utilisation intensive par les Grecs et les Romains. Selon Hippocrate (460-370 av. J.-C.), elle avait des vertus fébrifuges et sudorifiques. Les propriétés réelles des plantes médicinales ont été tantôt exagérées, tantôt niées selon les croyances et les coutumes des diverses époques.

Née sans doute de l'imagination de Paracelse (1493-1541), peut-être beaucoup plus ancienne, la théorie des signatures, ou « des correspondances » repose sur l'idée simpliste que certains caractères de formes, de couleurs... chez des plantes (ou des animaux) peuvent être le « signe » de leurs propriétés thérapeutiques. Ainsi, une Renonculacée nommée Hépatique, dont les feuilles à trois lobes évoquent vaguement la forme du foie, permettrait de soigner les maladies de cet organe. Les plantes de même nom, voisines des Mousses, au thalle en lame, auraient, selon cette théorie, les mêmes usages. Le fruit du Palmier des Seychelles (*Lodoicea maldivica*) dont la forme lui a valu le nom de « Coco-fesses » est « naturellement » aphrodisiaque, de même que les tubercules doubles de nombreuses Orchidées terrestres, le nom même d'*Orchis* signifiant testicule.



La forme suggestive du fruit de *Lodoicea maldivica*.

La probabilité de réussite n'étant pas nulle, compte tenu des innombrables essais pratiqués au petit bonheur durant des siècles, le hasard a bien fait les choses à propos du sirop de Drosera, plante « gluante » efficace contre les expectorations molles... De tels succès qui, par leur probabilité statistique, s'apparentent aux gains du Loto, ont permis la survivance de ces croyances d'un autre âge que l'on retrouve dans la publicité, parfois même dans la pharmacopée (notamment pour les affections psychosomatiques). Ces croyances peuvent en outre menacer l'existence même de certaines espèces végétales et animales : arrachées massivement pour le « salep », les Orchidées disparaissent du Moyen-Orient.

Incultivables en grand, les Droséras, récoltés massivement dans leurs fragiles biotopes, ont fortement régressé ; une réglementation efficace de ces récoltes évitera peut-être leur extinction en France⁶.



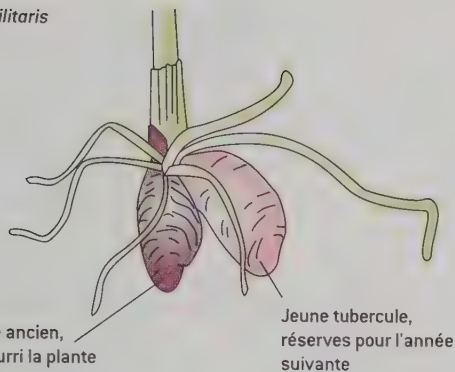
Les Pulmonaires (Borraginacées) doivent leur nom aux macules de leurs feuilles.



Les feuilles trilobées de l'Hépatique (*Hepatica nobilis*, Renonculacées), signe « infallible » de son pouvoir sur le foie.

Ainsi, sous l'influence de l'école arabe, certains, comme le Français Charles de l'Écluse (Carolus Clusius, 1526-1609) ou l'Allemand Valerius Cordus (1515-1544) élaborent des mélanges de plantes de plus en plus complexes (la fameuse « panacée ») capables, selon eux, de guérir toutes les maladies.

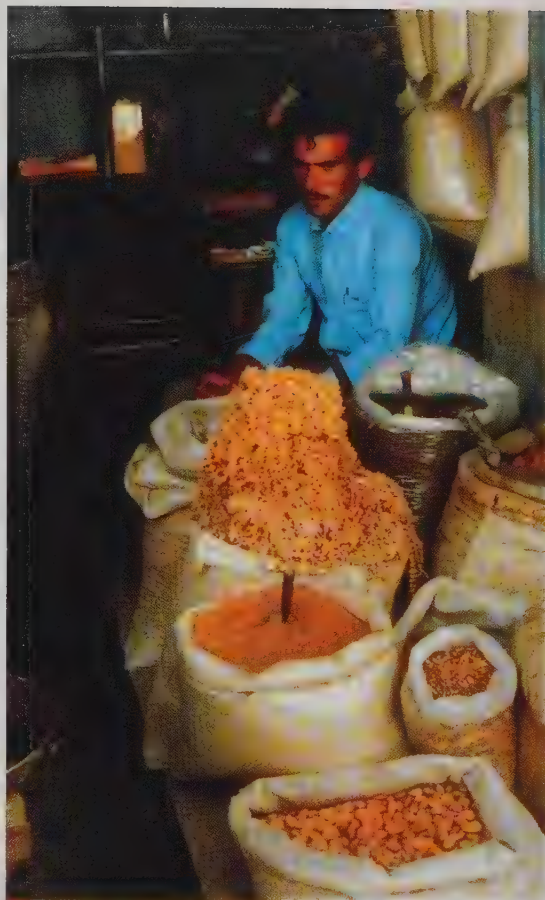
La théorie des signatures est à l'origine de l'emploi de nombreuses plantes médicinales, d'efficacité incertaine. Selon elle, les plantes présenteraient les signes symbolisant



Les tubercules de diverses Orchidées (*Orchis*, *Ophrys*...) ont un aspect évocateur (*orchis* = testicule en grec). Ils servent à la préparation du «salep» (un entremet aphrodisiaque).

le mal qu'elles sont censées pouvoir combattre. Ainsi, les macules des feuilles de Borraginacées, rappelant celles qui marquent le poumon, ont conduit à nommer ces plantes «Pulmonaires» (genre *Pulmonaria*) et de leur attribuer une action salubre contre les maladies respiratoires.

La grande majorité (plus de 60%) des médicaments actuels est d'origine végétale. Hormis l'usage de plantes ou de leurs fragments, domaine de l'herboristerie, les composants des médicaments peuvent être extraits directement du matériel végétal, dont l'usage empirique a révélé l'efficacité, initialement par des macérations dans l'alcool (teintures) ou par des extraits



Au Moyen-Orient, l'arrachage massif des Orchidées les a fortement raréfiées. Dans cette boutique de Milas (Anatolie), chacun de ces sacs témoigne de la destruction de dizaines de milliers d'*Orchis*.

L'aspirine, transformation aisée d'une molécule naturelle

Déjà utilisées au temps d'Hippocrate pour combattre la douleur et les fièvres, les feuilles de Saule sont à l'origine du médicament le plus célèbre et le plus employé : l'aspirine. Au XVIII^e siècle, alors que l'écorce de Quinquina était un remède coûteux, un pasteur du comté d'Oxford remarqua que l'écorce de Saule était non moins efficace contre la fièvre. Il livra ses observations à la *Royal Society* en 1763. J. Büchner, à Munich, isole en 1828 le principe actif de cette écorce, la salicine (=acide salicylique de *Salix*, le Saule), substance fébrifuge retrouvée ensuite dans d'autres plantes, en particulier chez la Reine-des-prés (une «Spirée»... à l'origine du mot «aspirine»). L'acide salicylique fut synthétisé chimiquement par H. Kolbe en 1859, ce qui diminua fortement le coût du remède. L'aspirine (acide acétylsalicylique) en est un dérivé, découvert par F. Hoffmann en 1898, plus

digeste que l'acide salicylique. Ici encore, les plantes ont fourni un remède amélioré par la chimie.

En fonction des doses utilisées, les propriétés de l'aspirine sont nombreuses. C'est un fébrifuge, un anticoagulant pouvant prévenir l'infarctus du myocarde et les thromboses cérébrales, un anti-inflammatoire soulageant les rhumatismes articulaires. Malgré son emploi massif, le mécanisme d'action et les dangers de son utilisation incontrôlée commencent seulement à être entrevus.

Curieusement, on a découvert que chez certaines plantes (Tabac et Concombre), la teneur en acide salicylique augmente à la suite d'une attaque parasitaire pouvant ensuite induire la synthèse de protéines de défense. Cette molécule s'est révélée présente chez la plupart des plantes où elle joue un rôle de messager de type hormonal (cf. ch. 10).

(concentration des teintures, distillation). Les méthodes chimiques se perfectionnant, on parvint ensuite à caractériser et à isoler les substances actives dont le nombre immense ne cessa d'augmenter.

L'isolement des molécules actives permet d'éliminer les substances désagréables ou nocives contenues dans les plantes utilisées, et de mieux comprendre les mécanismes de leur action thérapeutique; c'est le cas des alcaloïdes de la Pervenche de Madagascar, utilisés en chimiothérapie anticancéreuse.

Cependant, cette démarche se heurte au fait que l'action bénéfique de certaines plantes médicinales est due à la présence simultanée de plusieurs substances agissant en synergie, c'est-à-dire renforçant mutuellement leur activité.

D'autres principes actifs sont synthétisés chimiquement à partir de la molécule ou de son précurseur contenu dans la plante: celle-ci fournit le noyau chimique de base, difficile à synthétiser, et le chimiste le complète ou le modifie (hémisynthèse). Ainsi fabrique-t-on la vincamine, alcaloïde utilisé notamment contre les congestions cérébrales, à partir d'un autre alcaloïde, plus abondant et facile à extraire, la tabersonine contenue dans les graines de *Voacanga africana* (Apocynacées, famille riche en principes actifs).

Comment démasquer les substances à effets thérapeutiques dissimulées dans le monde vivant? L'étude systématique minutieuse conduit parfois à des découvertes d'immense intérêt. En 1970 fut isolée par des chercheurs du laboratoire Sandoz, à Bâle, une substance naturelle, la cyclosporine, qui allait révolutionner les possibilités de greffes d'organes humains. Cette protéine fut détectée dans des cultures de Champignons présents dans un sol tourbeux des hauts plateaux du Hardanger Vidde, en Norvège! Ce Champignon microscopique *Tolypocladium inflatum* possède dans son arsenal chimique une protéine contenant un acide aminé inconnu jusqu'alors. Depuis 1979, date à laquelle la production de cyclosporine par des souches de ce Champignon en culture fut opérationnelle, les greffes d'organes chez l'Homme, en particulier celle du cœur, connurent des taux de réussite croissants. La cyclosporine agit spécialement sur des lymphocytes responsables du rejet des greffes, sans détruire les cellules-souches du sang contenues dans la moelle osseuse. Elle permet également le développement des études sur les maladies auto-immunes.

C'est également à partir d'un Champignon, un *Penicillium*, qu'Alexander Fleming isole la pénicilline, premier antibiotique⁷. L'émission de substances toxiques réduisant à distance le développement des microorganismes compétiteurs fut exploitée contre divers microbes pathogènes: on connaît les énormes progrès accomplis en médecine et en chirurgie grâce à la découverte des antibiotiques (on a aussi constaté les dangers de leur utilisation abusive).

Récolter les fruits de l'empirisme

On recommence (heureusement) à faire l'étude systématique de la flore de certaines régions, souvent lointaines, et à inventorier les effets des substances identifiées dans chaque plante d'usage local. Ce criblage, ou «screening», consiste à caractériser les grandes catégories chimiques de principes actifs permettant ensuite de sélectionner les espèces qui seront soumises à une étude pharmacologique plus approfondie.

Une voie de recherche fructueuse est celle de l'ethnopharmacologie qui vise à utiliser les connaissances accumulées depuis des siècles, voire des millénaires, à travers des pratiques ancestrales. Il est intéressant de constater que des peuples n'ayant jamais eu de communication entre eux, ont sélectionné dans la flore qui les entoure des espèces de la même famille pour traiter des maladies communes. Un exemple remarquable concerne le traitement de la lèpre, à partir de l'utilisation empirique, depuis des siècles, de trois espèces de Flacourtiacées :

- le genre *Hydnocarpus* donnant l'huile de chaulmoogra (nom hindi) utilisée aux Indes et en Birmanie;
- *Oncoba echinata* donnant l'huile de gorli (nom dialectal), utilisée en Sierra Leone (Afrique occidentale);
- *Carpotroche brasiliensis* utilisée au Brésil.

Ces végétaux contiennent tous un même principe, l'acide chaulmoogrique, qui se révèle effectivement efficace dans le traitement de la lèpre. Comment ne pas admirer la sagacité de ces guérisseurs, ignorants de notre science botanique, qui, à des milliers de kilomètres de distance ont su déceler, au sein de la foule des plantes tropicales, les remèdes à de redoutables maladies? Cet exemple montre que la médecine traditionnelle révèle un sens aigu, quoiqu'empirique, de la chimiotaxonomie⁸.

L'ethnopharmacologie se révèle donc une méthode d'investigation particulièrement efficace, mais qui doit être menée d'urgence si l'on souhaite sauver d'un oubli définitif l'énorme somme de connaissances accumulées au cours de l'histoire humaine.

Les plantes, sources de poisons

Si beaucoup de végétaux sont victimes d'Insectes, d'autres produisent d'efficaces insecticides. D'après le livre chinois *Chou Li*, les fleurs séchées de différents Pyrèthres (*Chrysanthemum roseum*, *Ch. carneum*, *Ch. cinerariaefolium*) ont été utilisées contre les Insectes domestiques (Puces, Poux,



Toxiques dangereux, médicaments à faible dose : a. La Digitale (*Digitalis purpurea*), poison et médicament du cœur ; b. La Belladone (*Atropa belladonna*) ; son atropine donnait aux élégantes romaines un regard irrésistible. Elle sert en ophtalmologie à dilater la pupille pour l'examen de la rétine ; c. Les Colchiques (genre *Colchicum*) : la colchicine a de multiples usages thérapeutiques et génétiques.

Punaises) au moins depuis le premier siècle de notre ère. Dans nos pays, des fleurs broyées de ces Astéracées constituent la «poudre persane» utilisée au XIX^e siècle. Ses principes actifs, dérivés de l'isoprène, sont dégradés par la lumière et ont une courte durée d'action. Agissant sur le système nerveux des Invertébrés et des Vertébrés «à sang-froid», ils sont sans danger pour les Mammifères et les Oiseaux. Si leur action est apparemment foudroyante sur les Insectes, ceux-ci sont capables de détoxifier le poison par oxydation et peuvent reprendre vie: encore un exemple d'un processus universel! Pour tenter de freiner ce mécanisme, les chimistes ont modifié la molécule naturelle et obtenu des pyréthrinoides, plus efficaces. La plante a donc fourni à l'Homme, un modèle de molécule active qu'il a ensuite transformée, comme il l'a fait pour les médicaments.

L'action du Mancenillier (arbol de la muerte), Euphorbiacée arborescente d'Amérique centrale, est particulièrement violente. Le simple contact de ses fruits, de ses feuilles, de son latex et surtout de son écorce provoque des maux graves, voire mortels.

Il a servi autrefois d'«arbre à supplices» sur lequel le condamné était ligoté, sa peau au contact de l'écorce; il mourait en moins de 24 heures. Sur les plages de la Martinique, cet arbre est signalé par un cercle de peinture rouge autour de son tronc!

Autre exemple, les chasseurs pygmées ou indiens se servent de plantes toxiques pour empoisonner leurs flèches avec de la strychnine ou du curare (les propriétés de ce dernier sont utilisées en chirurgie).



Le Peyotl (*Lophophora williamsii*), Cactée du Mexique, produit de la mescaline, une substance hallucinogène. Un véritable culte est voué à cette plante par les Indiens Huichols.



Ensorceler ses ennemis? La Mandragore (*Mandragora autumnalis*, Solanacées), herbe «maléfique», hanté encore les ruines des temples grecs. (Knidos, Anatolie.)

Les drogues neuropsychiques: des bienfaits difficiles à gérer

En même temps que les botanistes explorateurs découvraient de nouvelles épices, ils accédèrent aussi aux drogues. Celles-ci se révélèrent par la suite utiles dans le traitement de certaines maladies mentales. L'étude de leur mode d'action a contribué à la connaissance intime du cerveau, où des substances analogues existent naturellement. Le fonctionnement du système nerveux fait appel à des molécules chimiques (neuromédiateurs), permettant la transmission de l'influx nerveux d'un neurone à l'autre. Certaines molécules synthétisées par les plantes possèdent des fonctions analogues à celles des neuromédiateurs; d'autres, au contraire, empêchent

le fonctionnement normal de ces derniers. Si une drogue déterminée a une action psychique particulière, la connaissance de sa structure moléculaire et de son mode d'action permet d'avoir des informations sur le fonctionnement normal du système nerveux et du neuromédiateur en cause. Les substances neuropsychiques synthétisées par les plantes sont utilisées depuis longtemps dans un but thérapeutique. Cependant, en raison des sensations qu'elles procurent, leur usage inconsidéré fut pour beaucoup d'entre elles à l'origine d'accoutumances et, par suite, de toxicomanies.

«*La drogue est aussi vieille que l'Homme*», dit-on. Au cours de la conquête des Amériques, les Européens se trouvèrent face à une multitude de plantes à effets psychotropes nouveaux et aux étonnantes propriétés: le tabac en est la plus connue. Certaines d'entre elles étaient l'objet d'un culte dont on trouve encore aujourd'hui les traces. C'est le cas du Peyotl (*Lophophora williamsii*), Cactacée mexicaine honorée par la tribu des Huichols qui la récoltaient au cours d'un pèlerinage très ritualisé de près de quatre cents kilomètres. Cette drogue, aux propriétés hallucinogènes, fournissait à ses utilisateurs le courage au combat, la résistance à la peur, à la soif et à la faim. Le Peyotl s'est «christianisé» au cours des âges et son culte s'est transmis par l'intermédiaire des tribus indiennes jusqu'à nos jours dans le sud des États-Unis où officie la *Native Church of North America*. Parmi la quarantaine d'alcaloïdes présents dans ce Cactus, la mescaline est responsable des hallucinations de formes et de couleurs. Cette molécule ressemble à un neuromédiateur, la noradrénaline.

C'est encore au Mexique que d'autres «plantes» fournissent des drogues psychédéliques: un Champignon «magique» hallucinogène du genre *Psilocybe*, ou «nourriture des dieux», était déjà représenté sur des sculptures de pierre datant de 500 av. J.-C. Les principes actifs en sont la psilocine et la psilocybine, analogues à un neuromédiateur cérébral, la sérotonine.

Toujours en Amérique centrale, les graines d'une liane proche de nos Liserons (*Ipomaea violacea*), fournissent une drogue «sacrée», appelée ololiouqui, qui contient de l'acide lysergique. Cette substance intervient dans le «mal des ardens», fréquent au Moyen Âge lorsque les farines des céréales mal triées étaient polluées par l'Ergot du Seigle, un Champignon parasite. Mais l'Ergot du Seigle avait aussi des usages thérapeutiques traditionnels: augmentation des contractions de l'utérus limitant les hémorragies de la délivrance (action de l'ergonovine), contraction des vaisseaux sanguins céphaliques



L'Ergot du Seigle (*Claviceps purpurea*, Ascomycète). Parasité par un Champignon microscopique, le Seigle produit des épis dans lesquels certains grains, envahis par la fructification du Champignon, ressemblent à des ergots de Coq. Ils contiennent des substances toxiques hallucinogènes causes du mal des ardens ou feu de Saint-Antoine, mais qui se sont révélées précieuses en médecine.

réduisant les migraines (action de l'ergotamine), amélioration des fonctions mentales des personnes âgées (action de l'hydergine, dérivé hydrogéné de l'ergotoxine). À partir de ce Champignon a été isolée une drogue hallucinogène dérivée de l'acide lysergique, connue sous le nom de LSD, « catalyseur » de la révolte hippie née à San Francisco. L'énorme publicité qu'a connue cette drogue dans les années 1960 et sa vogue dans les milieux artistiques ont eu malheureusement des conséquences tragiques.

Bénéfiques ou maléfiques selon la dose

Beaucoup de plantes possèdent des vertus stimulantes mises à profit par l'Homme à la fois dans un dessein personnel et dans un but social. Leur usage abusif entraîne souvent des conséquences pour la santé : l'alcool, le tabac, le café sont trois produits caractéristiques de l'Occident. D'autres stimulants végétaux provoquent des dépendances beaucoup plus graves. Le Khât est un arbuste d'Afrique orientale (famille des Célastracées) dont les feuilles fraîches provoquent par mastication une euphorie éloignant tout souci et les sensations de faim et de fatigue. Cette drogue affecte une importante fraction des populations de ces régions.



 L'arbuste producteur de cocaïne (*Erythroxylon coca*).

Les Incas, au Pérou, considéraient le Coca (*Erythroxylon coca*) comme un présent du Dieu Soleil. Les feuilles de cet arbuste, mastiquées, libèrent de la cocaïne et sont stimulantes. Cette pratique permettait aux Indiens de travailler en altitude des jours entiers sans rien absorber d'autre. Ces propriétés furent utilisées en Europe en 1863 par Mariani, créateur d'un vin aux extraits de Coca, devenu populaire. Cette idée fut reprise par John Pemberton, pharmacien de Géorgie, inventeur du Coca-Cola en 1886 : « vin français de Coca, tonique idéal »⁹. Le coca, comme le « vin français », ne sont plus des constituants de la célèbre boisson.

Malgré ses effets néfastes, la cocaïne fut une importante découverte pour la médecine moderne, car ses effets anesthésiques locaux permirent les interventions en petite chirurgie. Des molécules voisines de la cocaïne sont toujours utilisées en ophtalmologie et en odontologie.

L'opium, administré par Galien, médecin du II^e siècle, contre de nombreux maux, calme la douleur physique et morale. Cette substance, produite par le Pavot somnifère (*Papaver somniferum*)¹⁰ est formée du latex qui s'écoule par incision des capsules. Son

utilisation à des fins euphorisantes est très ancienne; mention en est faite dans des écrits sumériens, 4000 av. J.-C.. Au XIX^e siècle, la vogue de l'opium devint un fléau, mais encore plus dramatiques furent les conséquences de l'isolement de son principe actif, dès 1805 par F. Serturner, la morphine. On crut à tort avoir trouvé un antidote de la morphinomanie par l'invention de l'héroïne, une molécule plus active encore, plus rapidement absorbée par le cerveau: «remède» pire que le mal... Cependant, on n'a pas dans la pharmacopée moderne contre la douleur d'agent plus efficace que la morphine. En outre, un dérivé méthylé de la morphine, la codéine, est couramment utilisé comme calmant, et entre en particulier dans la composition de sirops contre la toux.

La recherche de l'action sur le cerveau des dérivés de l'opium (opiacés) permit de découvrir l'existence naturelle de molécules proches de la morphine fabriquées par le cerveau lui-même, et appelées «endorphines», conduisant à une meilleure connaissance du fonctionnement cérébral.

Autre exemple des liens drogue-médecine: un arbuste sacré des bords du Gange, *Rauwolfia serpentina* (Apocynacées), fournit une drogue sédative propice à la contemplation. Le principe actif extrait de cette plante, la réserpine, est efficace contre l'anxiété. Elle est le chef de file d'une série de substances pharmacologiques, les neuroleptiques, permettant le traitement des maladies mentales comme la schizophrénie. La réserpine fut aussi précieuse dans la compréhension des mécanismes de la maladie de Parkinson.

Vers 1920, Chen étudie un *Éphedra*, nommé «ma huang» dans la pharmacopée chinoise et utilisé contre l'asthme, et dont le principe actif, l'éphédrine, est voisin de l'adrénaline. En raison de la rareté de la plante, on fit la synthèse en 1935 d'une molécule analogue, appelée «amphétamine», forme volatile facile à utiliser. Cette substance se révéla avoir aussi un effet stimulant rappelant celui de la cocaïne, conduisant à une dépendance: ce médicament contre l'asthme devint ainsi une drogue.

L'Homme modèle la plante

Les plantes ne sont pas le plus souvent cultivées pour leurs étonnantes propriétés, bénéfiques ou maléfiques, précédemment évoquées. De longue date l'agriculteur a recherché tout simplement à obtenir la meilleure productivité de ses cultures, en améliorant de diverses façons les végétaux de son environnement ou importés de contrées plus ou moins lointaines. Il récolte les fruits de la sélection naturelle subie par les êtres vivants. Au sein de la plupart des espèces, il existe en effet des individus qui présentent des besoins inégaux vis-à-vis des certains paramètres écologiques (édaphiques ou climatiques). Cette variabilité peut permettre la survie d'une partie des populations de ces espèces quand surviennent des fluctuations durables affectant leur biotope. Ainsi, la raréfaction progressive de la pluviosité dans une région donnée n'y laissera subsister, au sein de chaque espèce présente, que les individus génétiquement les plus résistants à la sécheresse. Intuitivement, ou expérimentalement, l'agriculteur (ou l'agronome) choisit de cultiver ces plantes sur les sols pauvres en eau; il agirait de même pour tenir compte de l'effet sélectif de toute autre variation écologique.

Dès l'aurore de l'agriculture, l'Homme a choisi de reproduire, non seulement les espèces végétales utiles, mais, à l'intérieur de chaque espèce, les individus présentant des caractères favorables pour des raisons diverses. En effet, dans une population d'une

espèce sauvage, il n'existe pas deux individus exactement identiques (c'est la variabilité de l'espèce, cf. chap. 10). Pour ses cultures, le paysan a depuis très longtemps conservé les semences des sujets les plus performants et exercé ainsi une « pression de sélection » sur la population des espèces qu'il a cultivées. C'est le « syndrome de la domestication ». Ces plantes s'éloignent ainsi progressivement de leur ancêtre sauvage par leur morphologie et leurs caractères génétiques, à tel point que l'origine de certaines est restée longtemps énigmatique. Un cas célèbre est celui du Maïs, dont on a du mal à croire qu'il soit issu d'une Graminée d'aspect très différent, le Téosinte.

Des caractères facilitant la récolte ont également été sélectionnés, comme la persistance des grains mûrs sur la plante. On peut en avoir une illustration avec le Riz. Au Tchad, le Riz sauvage est collecté à l'aide d'un panier que l'on balance de droite et de gauche pour y recueillir des semences mûres. Cette Graminée, comme d'autres, possède des épillets caducs arrivant à maturité les uns après les autres ; il est donc nécessaire de passer plusieurs fois au même endroit afin de récolter les grains au fur et à mesure de leur maturation. Si l'on tarde trop, les semences mûres tombent et sont perdues. Des « astuces » permettent cependant de réduire la fréquence des passages : ainsi, on ligature les épis pour éviter la chute des grains. Mais des formes à épillets persistants seront appréciées !

Des caractères avantageux vis-à-vis des techniques de culture, de récolte, et de qualité sont sélectionnés par l'Homme. Ainsi, parmi les céréales, il a privilégié les plus productives en semences et celles qui, de plus, ont une germination homogène et rapide, un nombre limité d'épis mûrissant en même temps, des grains restant à maturité sur les épis, enfin des enveloppes et des arêtes réduites, ce qui simplifie la récolte.

La sélection par l'agriculteur contre la sélection naturelle

Les formes cultivées paraissent donc, vis-à-vis des formes sauvages, avoir perdu certaines de leurs potentialités : épis non ramifiés, semences qui ne tombent pas, perte de poils ou d'arêtes favorisant la dissémination. La pression de sélection par l'agriculteur est en réalité opposée aux « stratégies » naturelles de ces Graminées. Beaucoup de celles-ci sont des plantes annuelles et pionnières, qui doivent produire certes beaucoup de graines, mais dont la germination dans la nature doit être hétérogène (semences dormantes ou à germination immédiate) afin d'augmenter leurs chances d'installation. De même, la production, étalée dans le temps, de semences munies d'appendices de dissémination n'est guère souhaitable pour l'agriculteur.

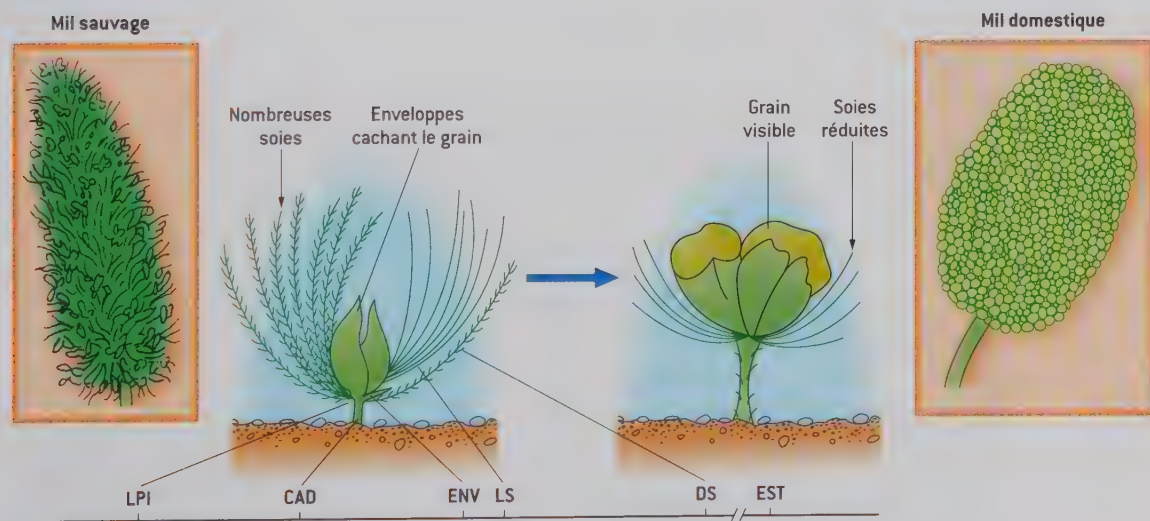
Au Proche-Orient, l'Engrain et l'Amidonniér, ancêtres de nos Blés cultivés (cf. chap. 10) sont bien adaptés aux pluies irrégulières de ces régions : à la façon des annuelles fugaces (cf. chap. 10), chacun de leurs épillets contient deux caryopses : le plus gros, non dormant, peut germer dès les pluies d'automne, l'autre, dormant, va grossir la réserve de semences du sol et ne germera qu'après un ou deux ans. Le cultivateur préférera les plantes donnant de gros grains non dormants ; si les conditions du premier semis sont défavorables, il pourra ultérieurement utiliser d'autres semences stockées dans son grenier.

Les caractères précédents sont déterminés par un groupe de gènes (gènes de domestication) portés par le même chromosome, circonstance favorable à la culture,

qui put être ainsi réalisée à des époques et dans des sites différents. Une fois ces plantes sélectionnées, leur lignée a dû être maintenue, en la préservant, en particulier, de l'hybridation avec les Blés sauvages subsistant aux abords des champs¹¹. Pour un grand nombre de céréales, Blé, Orge, Sorgho, Millet, Riz... cette hybridation est rare, car ces plantes sont autofertiles. La conservation des caractères choisis est donc facilitée (cf. chap. 3).

Dans d'autres cas (Maïs, Mil...), la fécondation croisée est de règle. Les hybrides entre plantes sauvages et cultivées qui apparaissent doivent être éliminés par l'agriculteur. Ici encore, celui-ci est «aidé» par la même particularité génétique de la plante cultivée : les gènes de domestication étant tous portés sur le même chromosome, les types cultivés vont réapparaître dans la descendance des hybrides en plus grand nombre que si ces gènes étaient indépendants. Mais les hybrides ne sont jamais totalement éliminés ; on a montré que leur persistance est favorable au maintien de la diversité génétique, et en définitive à la culture. En effet, si la céréale subit l'attaque d'une maladie, il existe alors de fortes chances pour que les individus qui subsistent soient à l'origine de nouvelles variétés résistantes (cf. chap. 10).

On voit que la domestication des céréales est le fruit du «génie» des premiers agriculteurs, qui avaient sans doute su détecter des plantes aux particularités biologiques spécialement favorables. Des tentatives de domestication portant sur d'autres espèces sont sans doute restées infructueuses : il n'en subsiste que peu de traces. Des découvertes archéologiques ont montré qu'il y a plusieurs milliers d'années, au Sahel, une Graminée du genre *Cenchrus* a été récoltée à des fins alimentaires, mais n'a jamais été cultivée, peut-être pour des raisons d'inaptitude génétique.



Mil sauvage (à gauche) et **Mil cultivé** (à droite). Les épillets de ces deux formes diffèrent par un ensemble de caractères dépendant de gènes situés sur un même chromosome. LPI : longueur du pédicelle de l'involucre ; CAD : caducité de l'épillet à maturité (non caduc chez la forme cultivée) ; ENV : enveloppes du grain (incomplète chez la forme cultivée) ; LS : longueur des soies (courtes chez la forme cultivée) ; DS : détail des soies (non plumeuses chez la forme cultivée). [D'après J. Pernès.]

Le clonage, une pratique ancestrale

Le clonage des végétaux, c'est-à-dire leur multiplication sans sexualité, a été pratiqué de longue date. Des plantes herbacées à tubercules souterrains, Pomme de terre, Ignames, Manioc... furent ainsi cultivées. Une fois qu'une forme avantageuse de ces plantes est sélectionnée au sein de populations naturelles, il suffit d'en prélever des boutures pour obtenir un nombre sans limites d'individus aux qualités identiques. En plantant dans le sol un rameau de Manioc, durant la saison humide, des tubercules se développent à sa base : ainsi, ont pu être conservées et propagées des formes de la plante ayant perdu leur sexualité. Ces clones sont « entièrement » domestiqués, car ils dépendent pour leur survie exclusivement de l'Homme. Chez le Manioc, ces formes ont une toxicité élevée (présence de cyanure et, pour cette raison, sont peu attaquées par les Insectes ou les petits Rongeurs. L'Homme n'a plus qu'à détoxifier les tubercules avant consommation ou à sélectionner des races non toxiques.

Ces méthodes ont permis la culture de plantes naturellement stériles. Les Bananes sauvages contiennent des graines extrêmement dures, que les formes cultivées ne possèdent pas : elles sont dites « parthénocarpiques », c'est-à-dire formant des fruits sans intervention de la fécondation, et ne peuvent qu'être propagées végétativement.

Le clonage des arbres ou d'autres plantes ligneuses se pratique par bouturage (Peupliers...) ou par greffe. Le greffage est un procédé de multiplication végétative utilisé de longue date dans la culture des arbres fruitiers, de la vigne ou des rosiers... Sur un individu de productivité ou de qualité médiocre, mais par ailleurs résistant aux contraintes du sol et aux maladies, on fixe au niveau du cambium un rameau ou un bourgeon prélevé sur une variété intéressante. Un cas de cette technique concerne l'Hévéa : parmi les très grandes variations au sein des populations naturelles de ce dernier, certains arbres, sélectionnés pour leur forte production de latex, sont sujets aux maladies. On place un greffon d'une variété à haut rendement sur un porte-greffe et, au-dessus, un autre d'une forme résistante aux maladies, qui donnera la partie feuillée. Les arbres sont alors constitués de trois parties, le latex étant évidemment extrait de la partie médiane.

Par toutes ces méthodes, l'Homme exploite la variabilité génétique des populations naturelles et en oriente la sélection. Mais il ne crée rien, il favorise seulement les variations génétiques spontanées (cf. chap. 10). Les plantes obtenues sont souvent très différentes de leurs ancêtres sauvages, mais une véritable spéciation au cours de cette domestication est très rare : d'autres processus doivent intervenir pour que puissent s'individualiser des formes génétiques nouvelles.

Vers l'esclavage du génie végétal

Avec les progrès de la génétique et le développement de l'agriculture moderne, la rapidité et l'importance des procédés « d'amélioration des plantes » vont se trouver modifiées. Il ne s'agit plus de sélectionner un « produit » favorable, mais de le créer à partir d'un « cahier des charges » préétabli : rendement, qualité alimentaire, résistance aux parasites, particularités favorisant la récolte... Mais à partir de quoi créer de telles plantes ? Les éléments de leur construction se trouvent dans les gènes de végétaux déjà cultivés ou dans leurs ancêtres sauvages.

Ces méthodes doivent se plier aux propriétés du vivant. De savants croisements entre variétés, le doublement des chromosomes (*cf.* chap. 10), suivis de la sélection rigoureuse de certains des individus obtenus permettent, après une longue et minutieuse recherche (de l'ordre de 10 à 12 ans) de rassembler dans la même plante les qualités requises, puis d'en produire les semences en quantité suffisante.

L'hybridation est une autre méthode d'obtention de plantes performantes. On a remarqué (voir l'exemple de la Spartine, *cf.* chap. 10) que les hybrides résultant du croisement de deux variétés possédant des stocks génétiques différents, ont une croissance plus importante et génèrent donc une plus grande biomasse : c'est la « vigueur hybride » ou hétérosis. Ces hybrides, appelés F1, bénéficient des caractères les plus intéressants des deux variétés parentales. Cependant, le recours aux hybrides F1 contraint à renouveler chaque année le stock de semences, ce qui entraîne un surcoût pour l'agriculteur... et un bénéfice accru pour les producteurs de semences, conséquence que nous retrouvons ci-après.

Les techniques actuelles de génie génétique ouvrent de nouvelles perspectives à l'amélioration des plantes. Elles permettent, au moins théoriquement, d'introduire dans une plante un gène codant un caractère recherché, et ainsi de transformer son hérédité.



CC Dans ces serres, les techniques de propagation *in vitro* à partir de méristèmes permettent une production rapide et homogène d'Orchidées, qui nécessiterait de nombreuses années de soins si elles étaient obtenues à partir de graines.



CC Ces plants de Colza (*Brassica oleracea*) se sont échappés d'une culture voisine. Cela pourrait constituer un problème s'il s'agissait de plantes transgéniques.

On a obtenu de cette façon des Betteraves ou du Maïs insensibles à un herbicide, ou un Tabac résistant à l'attaque de chenilles. Mais la maîtrise de cette technique se heurte à des obstacles nombreux.

Nous avons déjà évoqué le « génie défensif » des plantes toxiques qui repoussent ainsi certains prédateurs. Un Bacille utilisé dans la lutte biologique, le *Bacillus thuringiensis*, secrète une toxine efficace contre les chenilles dévastatrices de certaines forêts. Ayant identifié et isolé le gène codant cette toxine protéique, les chercheurs ont réussi à l'incorporer au Tabac. Par quel moyen ? Ils utilisent à cet effet *Agrobacterium tumefaciens*, une Bactérie responsable d'une sorte de cancer végétal, la « galle du collet ». Cette maladie, longtemps énigmatique, tient au fait que l'*Agrobacterium* est capable d'injecter dans les cellules de l'hôte des fragments génétiques (plasmides). Il reste alors à greffer le gène de la toxine sur un de ces plasmides : il sera incorporé dans la cellule-hôte du Tabac qui se mettra alors à synthétiser la toxine mortelle pour les chenilles.

Cette méthode n'est pas applicable aux Monocotylédones, notamment aux céréales, réfractaires à l'*Agrobacterium*. Ces exemples montrent combien est grande la diversité du monde vivant, même si l'on a, au cours de l'histoire des Sciences, démontré l'unicité de tel ou tel mécanisme biologique. D'autres techniques ont été depuis élaborées pour faire pénétrer des gènes étrangers dans les cellules (microinjection, perforation ou perméabilisation des membranes, etc.).

L'Homme est en passe de transformer de cette façon le « génie » du végétal. Mais beaucoup de problèmes restent à résoudre avant que ces techniques ne deviennent d'un emploi courant. Il est nécessaire par ailleurs de s'assurer que leur utilisation est sans danger, car la diffusion des gènes transformés de ces « organismes génétiquement modifiés » (O.G.M.) est une menace potentielle pour l'environnement.

D'autres perspectives agronomiques ont été ouvertes avec la culture *in vitro*. Pourquoi entretenir une plante entière si le produit utile qu'elle fabrique n'est synthétisé que par une seule catégorie, bien localisée, de ses cellules ? Les propriétés de rajeunissement cellulaire et d'embryogenèse continue (cf. chap. 4) sont aujourd'hui couramment exploitées pour multiplier les variétés nouvellement créées. Ces techniques ont, depuis quelques décennies bouleversé les méthodes de l'agriculture et de l'horticulture. Il est possible d'obtenir un nombre

considérable d'individus à partir de cellules prélevées dans un méristème apical de bourgeon (ou de racine) d'Orchidée, de Rosier, d'arbres forestiers ou fruitiers comme le Palmier à huile. Elles permettent aussi la multiplication de types cellulaires élaborant, en conditions contrôlées, les substances souhaitées. On cherche à produire de cette manière certains médicaments. En fait, ces techniques sont la transposition de méthodes empiriques pratiquées dès l'Antiquité. La fabrication des boissons fermentées, celle du pain ou des fromages, repose sur l'activité de cellules : Levures, moisissures, Bactéries multipliées (involontairement) par le génie humain.

Ce procédé rapide et efficace offre en outre l'avantage d'obtenir des plantes indemnes de mala-

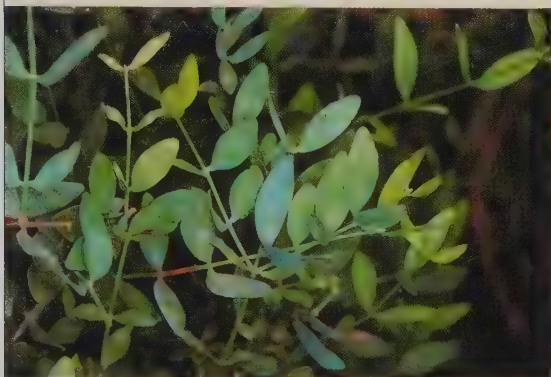
Un dilemme pour l'agriculture asiatique

Nourriture de base en Asie tropicale et Indonésie, le Riz est carencé en carotène, substance indispensable à notre organisme (base de la vitamine A). Ce problème aurait-il été résolu grâce aux manipulations génétiques qui ont abouti à commercialiser un « riz OGM » capable de synthétiser le carotène ?

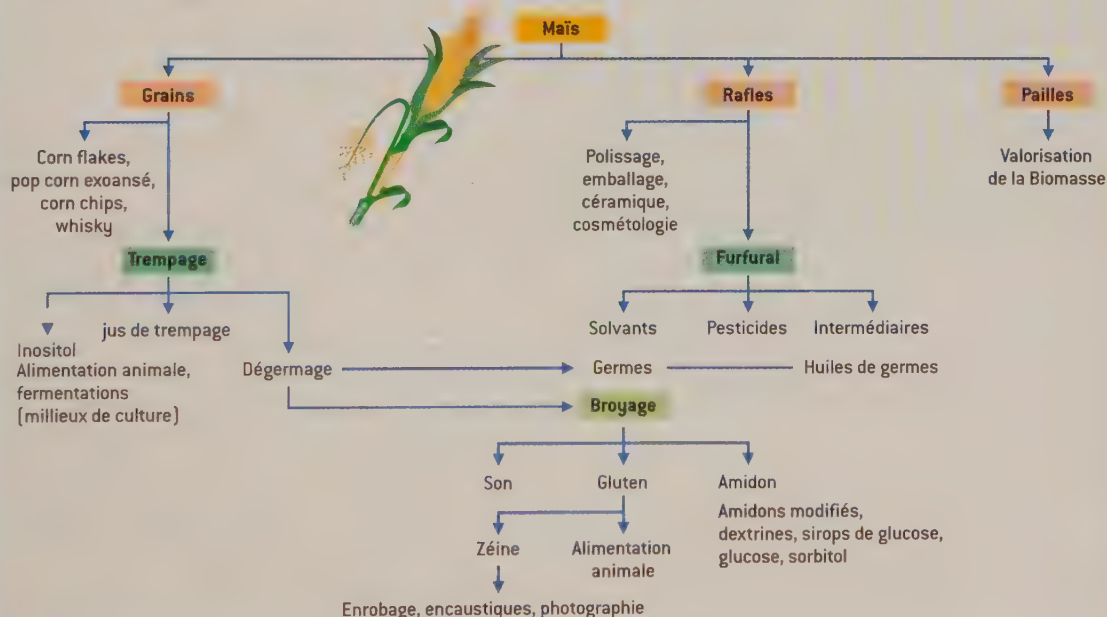
Le riziculteur est aujourd'hui invité à remplacer les stocks de semences en sa possession (variété adaptée à ses modes de culture et à sa région) par le riz OGM standard (et fort coûteux : protégé par un brevet, les recherches doivent être rentabilisées !). Ne vaudrait-il pas mieux qu'il réserve dans ses cultures quelques parcelles de carottes à racine orangée, riches en carotène ? Rappelons qu'elles sont originaires de la région himalayenne (la Nature est pleine de bienfaits...).

L'imagination humaine a considérablement multiplié les possibilités d'utilisation des végétaux. Le Maïs, par exemple, outre son usage comme céréale alimentaire, a de nombreuses utilisations, allant du whisky américain (Bourbon) aux encaustiques. Plus généralement, il est probable que nombre de plantes sauvages ont des ressources encore inexploitées, peut-être extraordinaires. Chaque jour nous

apporte des informations nouvelles à cet égard. Citons l'utilisation comme médicament anticancéreux de dérivés chimiques du taxol (produit par l'If), la fabrication de plastiques à partir d'huiles extraites de l'Épurga (*Euphorbia lathyris*) ou le diester, néocarburant (écologique) à base d'huile de Colza dont la combustion a un effet nul sur l'effet de serre.



Le Jojoba (*Simmondsia chinensis*, famille des Simmondiacées), originaire du Mexique et du sud des États-Unis, est planté dans de nombreuses régions arides du monde. Il produit des graisses aux propriétés remarquables (lubrification sous très haute pression, cosmétiques, additifs alimentaires). Il sauvera probablement les Cachalots, producteurs d'une huile comparable, mais permettra aussi la protection et la mise en valeur de terres arides (75 mm de pluviosité annuelle lui suffisent).



Emplois du maïs

Originaire de l'Amérique centrale, cultivé en Europe depuis le 16^e siècle, c'est une grande plante herbacée monoïque, à tiges pleines, à fruits polyédriques serrés en épis volumineux. Malgré une réaction photopériodique de type jour court qui n'autorise pas le mûrissement sous de hautes latitudes, il peut - dans les zones septentrionales - être cultivé comme maïs fourrage.

L'emploi du Maïs. Originaire de l'Amérique centrale, cultivé en Europe depuis le xvi^e siècle, le maïs est une plante herbacée monoïque à tiges pleines, à fruits polyédriques serrés en épis volumineux. Malgré une réaction photopériodique de type jour court qui n'autorise pas le mûrissement sous de hautes latitudes, il peut - dans les zones septentrionales - être cultivé comme maïs fourrage.



 **Le pacage incontrôlé** a souvent ruiné la végétation méditerranéenne (Sidé, Anatolie).

dies virales (les virus ne contaminant pas les cellules méristématiques).

La Violette de Toulouse a été sauvée du déclin grâce à cette technique qui a permis d'obtenir des plantes dépourvues de virus.

Toutes ces plantes appartiennent à un même clone : elles sont génétiquement identiques, en principe ! Mais les exceptions ne sont pas rares : des variations se manifestent (vitro-variations ou variations clonales), qui font apparaître des bourgeons néoformés ayant des garnitures chromosomiques, donc des propriétés, différentes. Ainsi, tous les individus issus d'un clonage peuvent ne pas être identiques !

Un autre domaine « novateur » est celui des semences artificielles. À partir de cultures cellulaires, on peut en effet obtenir des embryons ne résultant pas de féconda-

tion. Une simple cellule se développe en un massif cellulaire ressemblant à une plantule et capable de donner un nouvel individu avec racines, tige, feuilles... Ces « embryons » peuvent être enrobés dans une gelée nutritive et protectrice, contenant éventuellement des microorganismes antagonistes de pathogènes. L'ensemble peut être entouré d'une coque résistante. On envisage de pouvoir commercialiser de telles semences artificielles, toutes identiques si elles proviennent d'une cellule commune. Mais les graines véritables ont un avantage certain, qui reste à imiter : leur vie ralentie ou dormance. Non déshydratées, les semences artificielles doivent être semées rapidement.

Alors que les végétaux cultivés autrefois dans l'agriculture traditionnelle étaient transmis de génération en génération, les plantes actuellement domestiquées, de plus en plus fragiles, sont en quelques années remplacées par d'autres. On estime qu'une variété moderne de Blé ou de Maïs (dont l'obtention a pu, nous l'avons vu, demander dix années d'études) est « dépassée » (la publicité *dixit*) en cinq ou six ans ! Cependant, la recherche incessante de cultivars ayant des propriétés génétiques intéressantes oblige (heureusement) à retrouver dans les formes ancestrales de plantes cultivées celles qui ont conservé leur diversité génétique. D'où la nécessité de maintenir, en cultures conservatoires, les races anciennes, « banques » de gènes utilisables pour l'obtention de variétés futures. Il convient aussi de sauvegarder les plantes sauvages menacées, sources potentielles, encore largement inexplorées, de gènes d'adaptations aux diverses contraintes des milieux (*cf.* chap. 10).

Le génie végétal et le génie destructeur humain

Dès l'Antiquité, les savants et les philosophes grecs ont déploré les ravages que l'Homme infligeait à la Nature : la déforestation par le feu et/ou le pâturage intensif date du Néolithique. Depuis, la puissance destructrice de l'Homme n'a cessé de croître en fonction du

perfectionnement des techniques. Longtemps, l'exploitation des ressources naturelles a été réalisée comme on le ferait d'un gisement minier, où le produit utile est prélevé jusqu'à son épuisement. Il fallut attendre le XIX^e siècle pour que l'on prenne conscience du danger représenté par ces pratiques destructrices, dénoncées en Amérique du Nord notamment par H.-D. Thoreau, 1817-1862, mais leur analyse scientifique est beaucoup plus récente¹². On devrait maintenant savoir que l'utilisation des ressources naturelles vivantes optimale est celle qui assure la permanence de leur source directe ou différée, c'est-à-dire la photosynthèse. C'est le « développement durable » formule à la mode, mais qui ne vaut que par son application réfléchie.

Limitons-nous à deux exemples de ces actions irréfléchies : la destruction des forêts et un effet de pollution induite du milieu littoral, les « marées vertes ». Chacun pourra observer des faits désastreux de même nature.

Si le parcours des troupeaux en forêt, empêchant la régénération des arbres, a été contrôlé ou interdit dès le Moyen Âge en Europe, le manteau forestier reste l'objet d'innombrables menaces. Les photos p. 269 à 271 montrent quelques aspects du sort dramatique que connaissent actuellement les milieux forestiers sous toutes les latitudes...

Autre conséquence des activités humaines, la pollution de l'air, des sols et de l'eau. Bien qu'elle fût réglementée en France dès le I^{er} Empire, et par tous les gouvernements ultérieurs, la situation présente de l'eau est particulièrement critique, souvent catastrophique. Limitons-nous à l'exemple des « marées vertes » qui déshonorent le littoral armoricain, dont les plages sont souillées par d'énormes proliférations d'Algues vertes (Ulves, Entéromorphes...). La photo p. 272 (haut), prise au tout début du printemps, montre son origine : le ruisseau qui se déverse dans la baie apporte sur la plage une eau riche en ions nutritifs (nitrates, phosphates...) au grand profit des Algues vertes (voir l'encadré p. 169). Quelques mois plus tard, elles auront entièrement revêtu des kilomètres de plage ; pour nettoyer le site, et éviter les odeurs pestilentiennes dues à la rapide décomposition des Algues, leur enlèvement mécanique (coûteux) ne peut se faire sans prélever une grande partie du sable. Il serait plus efficace d'agir sur la pollution des eaux venues du continent : mais cela supposerait la maîtrise de leurs causes, la limitation de l'emploi des engrais chimiques et celle des élevages industriels de volailles et de porcs... rude tâche !



La forêt « gênante ». L'anéantissement sur de vastes espaces de la forêt malgache pour la mise en culture (défrichement, brûlage...) a fait disparaître un grand nombre d'espèces animales et végétales précieuses [a]. La destruction du manteau forestier a laissé place à des collines dénudées aux sols rendus vite infertiles par l'érosion [b].



Les «fausses forêts». Dans le monde entier, des plantations d'arbres exotiques (Eucalyptus, résineux) jugés plus productifs que les essences indigènes, ont bouleversé les milieux naturels. À la Réunion, les sombres plantations de *Cryptomeria*, résineux japonais, ont anéanti la flore endémique sur de larges surfaces.

Que nous réserve le futur ?

Ainsi, les prodiges du génie végétal et les innombrables possibilités de leur utilisation par l'Homme ne doivent pas faire oublier les menaces pesant sur les espèces vivantes, sur les milieux naturels les plus fragiles et sur leur diversité génétique. L'agriculture industrielle,

outre ses effets sur la pollution, tend trop souvent à privilégier l'espèce ou la variété la plus «rentable», la plus productive et/ou plus aisément commercialisable. Ainsi disparaissent nombre de «cultivars» locaux adaptés à chaque terroir, et souvent plus résistants aux diverses attaques parasitaires. Les plantes sauvages, souvent considérées comme «inutiles», voire «nuisibles», sont peu à peu cantonnées dans des espaces «semi-naturels» de plus en plus restreints (bois, landes, prairies, marais...). Tous ces biotopes sont de plus en plus soumis aux pressions de l'agriculture intensive et/ou de l'urbanisation.

Selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), la persistance des mêmes actions destructrices



La forêt «méprisée». a. Lors de la réalisation de cette route dans les Hautes-Alpes, les déversements incontrôlés des blocs arrachés à la montagne ont dévasté la forêt ; b. Trente années ont passé : la pente s'est à peine reboisée, le port étroit des arbres subsistants témoigne de l'existence antérieure d'une forêt dense.



La forêt « carrière de bois ». La pessière subarctique dévastée par des coupes rases, sans prise en compte de la lenteur de la régénération : sous le climat actuel de cette région (près de la baie James, nord-Québec), il faudra plusieurs siècles pour voir se reconstituer la forêt.

pourrait provoquer la disparition de 60 000 espèces de plantes vasculaires dans le prochain demi-siècle ; également, vers 2050, la plupart des forêts tropicales, incomparables réservoirs de flore et de faune, auront été détruites avant même l'achèvement de l'inventaire de leurs richesses biologiques. Certains objectent que de telles destructions massives ont eu lieu dans le passé, ainsi celles de la fin du Crétacé. Mais les extinctions d'espèces sous l'action de l'Homme se font à une vitesse qui dépasse considérablement celles dues aux grandes catastrophes géologiques, qui se sont étalées sur des millions d'années,

Or, les propriétés utilisables des végétaux, dont nous n'avons pu citer que quelques exemples, ne sont connues que pour un faible nombre d'espèces, estimé à 2 ou 3 %. Nous sommes ainsi en train d'anéantir un patrimoine génétique dont nous aurions pu tirer un immense profit dans des domaines variés. Mais, à la différence des phénomènes géologiques évoqués précédemment, la puissance destructrice de l'Homme n'est pas aveugle ; il est actuellement en mesure de comprendre les côtés maléfiques de ses actions, et devrait avoir la volonté de les infléchir.

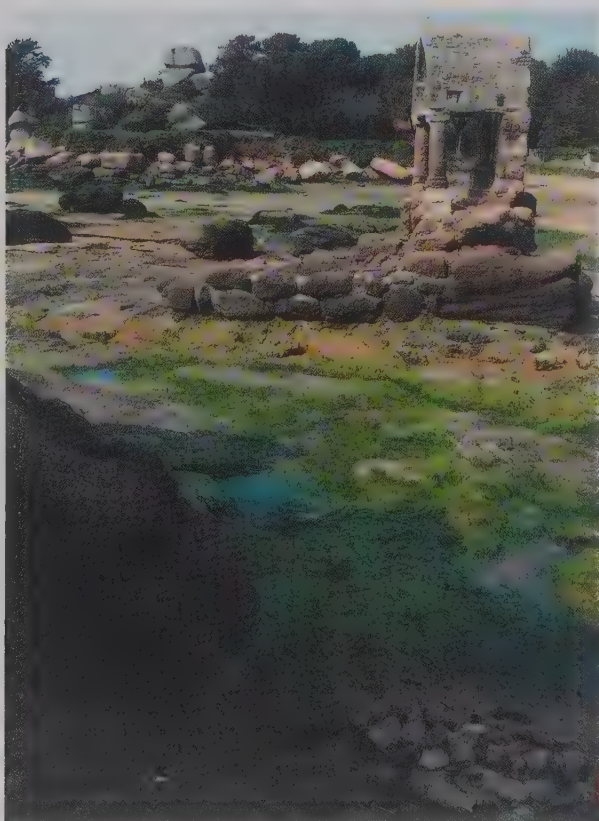
Des espèces végétales ainsi que des milieux menacés sont maintenant officiellement protégés dans de nombreux pays, ces dispositions légales ne pouvant avoir d'efficacité si milieux et espèces ne sont pas envisagés globalement, avec toute leur diversité génétique, souvent incomplètement connue. À cet effet sont créés, ou en cours de création, des espaces naturels préservés : Parcs nationaux, réserves biologiques, Conservatoires de milieux et d'espèces, réseau Natura 2000...

De nombreux organismes de recherche agronomique se préoccupent de plus en plus des moyens de mettre en œuvre une agriculture respectueuse de l'environnement (« développement durable »).

Les industriels sont plus ou moins fortement incités à réduire les impacts de leurs exploitations sur la pollution des sols et/ou de l'air, ainsi que sur l'effet de serre. Partout se constituent des associations de défense de la Nature, hélas, souvent peu écoutées par les gouvernants.



Cette vue d'ensemble montre que la prolifération des Algues vertes est due à l'apport d'eaux polluées par un cours d'eau côtier. Aspect au début du printemps. Quelques mois plus tard, la marée verte aura couvert toute la plage. (La « Lieue de Grève » St.-Michel-en-Grève, Côtes d'Armor.)



Croyant pouvoir user sans limites de la multitude des richesses offertes par le monde végétal : aliments, matériaux, molécules aux étonnants et parfois redoutables effets pharmacodynamiques... l'Homme menace l'équilibre de la Nature en bafouant ses lois : de multiples désastres en sont sans doute les effets les plus visibles.

Puisse cet ouvrage inciter nos contemporains à porter de nouveau un regard attentif sur le monde vivant et à prendre conscience de l'incalculable valeur de notre patrimoine végétal, au contact duquel se réalisa la longue évolution biologique et spirituelle de l'humanité.

Pollution d'un site touristique (oratoire de St.-Guirec, Ploumanac'h, Côtes d'Armor).

Avant-propos (pp. 7-9)

1. Les noms scientifiques des êtres vivants comportent deux mots latins, genre et espèce (cf. chap. 2). Les noms des familles végétales, dans la nomenclature moderne, dérivent d'un nom de genre et sont terminés par le suffixe -acées. Ainsi, les Orchidées sont devenues des Orchidacées, les Crucifères des Brassicacées, les Composées des Astéracées... Dans cet ouvrage destiné à un large public, nous garderons la terminologie traditionnelle associée souvent au nom «légal» de la famille.
2. Charles Darwin, *De la fécondation croisée des Orchidées par les Insectes et des bons résultats du croisement* (1862). Traduction de L. Rerolle, Sciences en situation, 1970.
3. Hubert Reeves, *Malicorne*, Seuil, 1990.

Chapitre 1 (pp. 11-20)

1. D'autres critères entrent en ligne de compte; ainsi certaines Algues rouges ou oranges ont des caractères qui imposent de les classer dans les Algues vertes!
2. Hollande A., «Étude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres», *Arch. Zool. exp. et gén.*, 83, 1942, pp. 73-170.

Chapitre 2 (pp. 21-46)

1. Pour une information complète sur toutes les questions soulevées dans ce chapitre, d'une façon nécessairement sommaire, l'ouvrage d'Aline Raynal-Roques, *La Botanique redécouverte* (Belin, 1994) apporte de claires et souvent passionnantes précisions.
2. Voir J. Magnin-Gonze, *Histoire de la Botanique*, Delachaux et Niestlé, 2004.
3. Nous ne pouvons pas ici entrer dans les détails de cette méthode. Voir G. Lecointre et H. Le Guyader, *Classification phylogénétique du vivant*, Belin, 3^e éd, 2006; ou Judd *et al.*, *Botanique systématique*, De Boeck, 2002.
4. Voir notamment S. Meyer *et al.*, *Botanique*, Maloine, 2004.
5. Si elle porte des fleurs ou des fruits, ce n'est pas une feuille, mais une tige aplatie en forme de feuille, comme chez le Cactus-raquette (*Opuntia*) ou le Petit-houx ou Fragon (*Ruscus*).
6. La croissance du tube pollinique est liée à une température optimale pour chaque espèce; elle est perturbée par la pluie.
7. Traduisons: dont les graines (*sperma*) sont dans un récipient (*angios*).
8. De *gymnos* = nu: comme on le sait, les gymnastes grecs pratiquaient le sport dans le plus simple appareil. Chez le Genévrier, les strobiles femelles deviennent charnus; ce sont les «baies» de genièvre.
9. Ces pigments bruns, solubles dans l'eau chaude (phlorotanins) sont contenus dans des vacuoles, ils protègent les pigments photosynthétiques contre une trop forte lumière qui les endommagerait. Il existe par ailleurs un pigment photosynthétique brun, la fucoxanthine chez ces mêmes Algues brunes.
10. Cf. B. de Reviers, *Biologie et phylogénie des algues*, Belin, tome 1 (2002), tome 2 (2003).

Chapitre 3 (pp. 47-74)

1. Nombre approximatif: on en découvre chaque année de nouvelles espèces dans les forêts tropicales.
2. Le fait que beaucoup d'espèces herbacées cultivées soient autofertiles ne semble pas résulter d'une coïncidence.
3. Se dit d'un gène présent sous la même forme dans les deux chromosomes homologues; contraire: hétérozygote.
4. On peut se demander si Gregor Mendel aurait découvert les lois qui ouvrirent les recherches sur l'hérédité si les Pois qu'il cultivait avaient été autostériles...
5. Voir le site <http://www.ambroisie.fr>; et pour les allergies: <http://lachainemeteo.com>
6. P. Jaeger, *La vie étrange des fleurs*, Horizons de France, 1961.
7. Remarquons tout de même que les Macroglosses, Papillons à trompe très longue, n'en utilisent que l'extrémité quand ils butinent des fleurs à corolle nectarifère peu profonde: « Qui peut le plus peut le moins... ».

Chapitre 4 (pp. 75-88)

1. Dans certaines cultures de serre, on enrichit l'air en dioxyde de carbone afin d'augmenter la production végétale, mais les réactions de la plante sont si complexes que le résultat n'est pas toujours à la hauteur des espérances...
2. Cette rupture est à l'origine de l'oxygène produit au cours de la photosynthèse.
3. D'autres actions humaines, plus localisées, comme les fumées polluantes, ont un effet plus complexe. La seule conséquence « heureuse » de l'augmentation de la teneur en CO₂ est la croissance plus forte constatée chez les arbres forestiers.
4. Leçon inaugurale au Collège de France, novembre 2002.
5. L'utilisation du bois (mobilier, constructions) ne bloquerait qu'une faible partie du carbone, avec peu de certitude de pérennité.
6. Si les plantes aquatiques ne manquent pas d'eau, qu'elles peuvent absorber par toute leur surface immergée, sans cuticule, une émergence de longue durée leur est fatale.
7. Des tissus analogues, peu différenciés, existent cependant chez des Mousses et quelques Algues (les Laminaires, par exemple).
8. Les racines aériennes de certaines Orchidées tropicales sont chlorophylliennes.
9. C'est le cas de l'Érable à sucre (*Acer saccharum*) dont la sève, recueillie au printemps, donne le célèbre sirop d'érable si apprécié au Canada.

Chapitre 5 (pp. 89-114)

1. Nous en rapprocherons les plantes carnivores qui, bien que chlorophylliennes, mal nourries par leur substrat, complètent leur alimentation par la capture d'animaux.
2. J.-C. Cayrol, C. Djian-Caporalino, E. Panchaud-Mattei, *La lutte biologique contre les Nématodes phytoparasites*, *Courrier de l'Environnement*, n° 17, INRA, 1992, pp. 31-44.
3. P. Jolivet, *Les plantes carnivores*, Le Rocher, 1987.
4. La *Grande Flore* a été heureusement rééditée en 1990 par les Éditions Belin.
5. Les formes les plus spectaculaires sont présentées dans l'ouvrage de Marcel Lecoufle, *Comment choisir et cultiver vos plantes carnivores*, Bordas, 1999.
6. *L'Orchidophile*, 154, déc. 2002, p. 236.
7. C'est sur la Dionée que pour la première fois (Burdon-Sanderson, 1882) ont été mis

en évidence chez les végétaux des phénomènes électriques de même nature que l'influx nerveux. L'excitation des poils sensibles déclenche un influx, transporté jusqu'aux cellules de la charnière, qui y déclenche des modifications de turgescence, responsables de la fermeture du piège.

Chapitre 6 (pp. 115-129)

1. Le plus célèbre fut Frédéric Nylander (1822-1889) ; il refusa jusqu'à sa mort d'admettre le caractère symbiotique des Lichens ; il en avait décrit 5 000 espèces.
2. Et même le verre : les Lichens font parfois, en se fixant sur des vitraux anciens, des dégâts pouvant aller jusqu'à leur perforation.
3. L'étude de leur ADN a permis de les identifier.
4. En Europe, les genres *Neottia* et *Limnorchis* (en plaine) et *Corallorhiza* et *Epipogon* (forêts de montagne).
5. Cf. J. Magrou, *Des Orchidées à la Pomme de terre ; essai sur la symbiose*, Gallimard, 1943.
6. De même, les « Algues » symbiotes des cellules animales citées plus haut sont contenues dans une vacuole.

Chapitre 7 (pp. 131-144)

1. Leur ADN est actuellement l'objet d'études sur la phylogénie des végétaux.
2. M.-A. Selosse et F. Le Tacon, « Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre par les végétaux », *Année Biol.*, 2001.
3. L'augmentation actuelle de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, si elle est une menace pour l'équilibre du climat mondial, se traduit en revanche dès maintenant par une augmentation de la croissance des arbres.
4. Voir pour tout ce qui suit : L. Emberger, *Les plantes fossiles et leurs rapports avec les végétaux vivants*, Masson, 1968.
5. Cependant, ces réserves sont absentes dans les graines d'Orchidées, ce qui implique des conditions particulières de germination (cf. chap. 6).
6. Chez certaines Angiospermes, les réserves de la graine ont d'autres origines.
7. Cf. F. Hallé, *Éloge de la plante*, Seuil, 1986.

Chapitre 8 (pp. 145-172)

1. Cf. Alexandre Meinez, *L'algue tueuse. Caulerpa taxifolia contre la Méditerranée*, Belin, 1997.
2. Cf. Jean Dorst, *Avant que Nature meure*, Delachaux et Niestlé, 1971.
3. Alors que son aire naturelle (en Californie) est minuscule, le Pin de Monterey (*Pinus radiata*) a été planté dans une grande partie du monde.
4. En France : loi de protection de la Nature du 10 juillet 1976, *Journal officiel* du 13 juillet 1976.
5. La pénétration puis le maintien de nouvelles venues semble particulièrement difficile quand les groupements végétaux sont proches de leur équilibre dynamique : c'est l'homéostasie des groupements climaciques.
6. Comestibles sous le nom de « pignes », comme celles du Pin parasol, ces graines sont la base de pâtisseries dans les Alpes du sud.
7. P. Deom, *La Hulotte*, 1981, 48-49, 1981.

Chapitre 9 (pp. 173-210)

1. C. Jacquot, *La forêt*, Masson, 1996.
2. D'après Boysen-Jensen, in: C. Jacquot, *op.cit.*
3. Pas plus qu'il ne supporte les embruns salés.
4. Ce sont en réalité des expansions épidermiques nommées aiguillons, le terme « épine » étant réservé à des organes (feuilles, rameaux) transformés.
5. P. Jolivet, « À propos de la myrmécophilie des Orchidées », *Orchidophile*, n° 84, 1988, pp. 210-215.
6. Dans le langage courant, on nomme « Acacia » le Robinier (*Robinia pseudacacia*), arbre d'origine nord-américaine. Ne pas confondre avec le genre botanique *Acacia*, africain et australien, auquel appartiennent les arbustes nommés « mimosas ».

Chapitre 10 (pp. 211-236)

1. J. Duvingeaud et J. Saintenoy-Simon, « Les haldes calaminaires de Plombières (province de Liège, Belgique) », *Natur. Belges*, 79/1, 79/1, 1998, pp. 24-32.
2. Dans la classification actuelle, le *Brassavola* est devenu un *Rhyncholelia*, mais l'hybride reste un *Brassocattleya* !
3. Cf. F. Hallé, *Éloge de la plante*, Seuil, 1986 ; *Plaidoyer pour l'arbre*, Actes Sud, 2005.

Chapitre 11 (pp. 237-272)

1. S. Krief, « La pharmacopée des chimpanzés », *Pour la Science*, n°325, novembre 2004.
2. D'après les travaux de A. Gebhardt, D. Margerie et M.-P. Ruas (université de Rennes), « Histoire des céréales », *Pour la Science*, n°154, août 1990.
3. Pour en savoir plus sur le sujet, voir le livre de Dominique Cardon, *Le Monde des teintures naturelles*, Belin, 2005.
4. Y. Coineau et B. Kresling, *Les inventions de la Nature et la Bionique*, Hachette, 1987.
5. Voir la riche synthèse historique de G. E. Frisque in: *Nat. Belges*, 83/3.4, 2002), pp. 61-95.
6. Plus dramatique est le sort du Rhinocéros dont la corne, signe soit disant « indiscutable » d'un pouvoir aphrodisiaque majeur, suscite le braconnage et provoque la quasi-disparition de l'espèce.
7. Identifiée en 1928, utilisée seulement à partir de 1943, synthétisée en 1946.
8. Voir aussi le rôle initial des Simiens anthropoïdes (note 1 ci-dessus).
9. Le vin utilisé fut ensuite remplacé par un extrait de noix de Cola (*Cola nitida*), Sterculiacée d'Afrique riche en caféine, et l'eau par du soda. La formule fut modifiée au début du XX^e siècle quand on s'aperçut des dangers de dépendance vis-à-vis de la cocaïne qu'elle pouvait engendrer. Sa teneur en caféine fut également réduite.
10. Dans les siècles passés, les graines de Coquelicot (*Papaver* sp.) étaient mêlées à la bouillie (en latin: *papa*) des nourrissons pour les endormir...
11. Le même problème se pose actuellement à propos des cultures en plein champ des plantes transgéniques.
12. Jean Dorst, Pierre Lieutaghi, Théodore Monod... sont quelques-uns des précurseurs.

Sources bibliographiques

On trouvera dans les ouvrages cités ici des informations complémentaires sur les aspects du «génie» des végétaux (qu'ils aient été évoqués ici ou non). Sont présentés d'abord quelques ouvrages généraux. Suivent des références qui concernant plus particulièrement les différents chapitres.

Ouvrages généraux

- BOULLARD B., *Dictionnaire de botanique*, Ellipses, 1988.
CAMPBELL N.A., REECE J.B., *Biologie*, De Boeck, 2004.
DUCREUX G., *Introduction à la botanique*, Belin, 2002.
GAUTIER Y. (sous la dir.), *Dictionnaire de l'écologie*, Encyclopædia Universalis-Albin Michel, 1999.
HALLÉ Fr., *Éloge de la plante*, Seuil, 1986.
LAVERGNE D. (sous la dir.), *Dictionnaire de botanique*, Encyclopædia Universalis-Albin Michel, 1999.
MEYER S., REEB C., BOSDEVEIX R., *Botanique : Biologie et Physiologie végétales*, Maloine, 2004..
RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHHORN S.E., *Biologie végétale*, traduction de la 6^e édition américaine, De Boeck, 2000.
RAYNAL-ROQUES A., *La botanique redécouverte*, Belin, 1994.

Chapitre 1

- ROBERT D., CATESSON A.M., *Biologie végétale*, vol.2 : *Organisation végétative*, 2^e édition, Doin, 2000.
ROBERT D., ROLAND J.-C., *Biologie végétale*, vol.1 : *Organisation cellulaire*, 2^e édition, Doin, 1998.

Chapitre 2

- CHADEFAUD M., EMBERGER L., *Traité de Botanique systématique*, Masson, 1960.
DE REVIERS B., *Biologie et phylogénie des Algues*, Belin, 2002 (tome 1) et 2003 (tome 2).
EMBERGER L., *Les plantes fossiles et leurs rapports avec les végétaux vivants*, Masson, 1968.
JUDD W.S. et al., *Botanique systématique*, De Boeck, 2002.
LECOINTRE G. et LE GUYADER H., *Classification phylogénétique du vivant*, 3^e édition, Belin, 2006.
MAGNIN-GONZE J., *Histoire de la botanique*, Delachaux & Niestlé, 2004.
PRELLI R., *Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*, Belin, 2001.
SPICHIGER R.E., SAVOLAINEN V., FIGEAT M., *Botanique systématique des plantes à fleur*, 2^e édition, Presses polytechniques et universitaires romandes, 2004.
SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ORCHIDOPHILIE, *L'orchidophile*, revue trimestrielle.

Chapitre 3

- Collectif, *De la graine à la plante*, Belin-Pour la Science», 2002.
DARWIN Ch., *De la fécondation croisée des Orchidées par les Insectes et des bons résultats du croisement* (1862), Trad. L. REROLLE, Sciences en Situation, 1970.

- HESS D., *Die Blüte*, Ulmer, 1990.
 JAEGER P. 1961, *La vie étrange des fleurs*, Horizons de France, 1961.
 LECOUFLE M., *Le traité des Orchidées*, Artemis, 2004.
 LECOUFLE M., *Orchidées*, Artemis, 2005.
 PESSON P. et LOUVEAU J., *Pollinisation et productions végétales*, INRA, 1984.
 ROQUENANT A., RAYNAL-ROQUES A. et SELL Y., *Un amour d'Orchidées*, Belin, 2005.

Chapitre 4

- DUVIGNEAUD P., *La synthèse écologique*, Doin, 1974.
 OZENDA P., *Les végétaux dans la biosphère*, Doin, 1982.
 SCHNELL, R., *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*, 2 vol., Gauthier-Villars, 1971.
 TAIZ L., ZEIGER E., *Plant Physiology*, 3^e éd., Sinauer, 2002.

Chapitre 5

- CAYROL J.-C., DJIAN-CAPORALINO C., PANCHAUD-MATTEI E., «La lutte biologique contre les Nématodes phytoparasites», *Courrier environnement*, n° 17, INRA, 1992.
 JOLIVET P., *Les plantes carnivores*, Le Rocher, 1987.
 LECOUFLE M., *Comment choisir et cultiver vos plantes carnivores*, Bordas, 1989.
 MANNEVILLE O. et al., *Le monde des tourbières et des marais*, Delachaux & Niestlé, 1999.

Chapitre 6

- BOULLARD B., *Guerre et paix dans le Règne végétal*, Ellipses, 1990.
 DUHOUX E., NICOLE M., *Biologie végétale : Associations et interactions chez les plantes*, Dunod, 2004.
 LE TACON (sous la dir.), «Champignons et mycorhizes en forêt», *Revue forestière française*, n° spécial 1997, 1998.
 SELOSSE M.-A., *La symbiose*, Vuibert, 2000.

Chapitre 7

- BAKKERT R.T., *Le Ptérodactyle rose et autres dinosaures*, A. Colin-Chabaud, 1990.
 EMBERGER L., *Les plantes fossiles et leurs rapports avec les végétaux vivants*, Masson, 1968.
 POMEROL Ch., RENARD M., LAGABRIELLE Y., *Éléments de géologie*, 13^e éd., Dunod, 2005.

Chapitre 8

- DUPONT P., *Atlas partiel de la flore de France*, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 1990.
 FRIDRIKSSON S., *Surtsey, evolution of life on a volcanic island*, Butterworths, 1975.
 MEINESZ A., *Le roman noir de l'algue « tueuse »*. *Caulerpa taxifolia contre la Méditerranée*, Belin, 1997.
 MOLINIER R., MULLER P., «La dissémination des espèces végétales», *Rev. gén. Bot.*, 1938.
 MULLER S. (sous la dir.), *Plantes invasives en France*, Patrimoines naturels, Muséum national d'histoire naturelle, 2004.
 POLUNIN N., *Éléments de géographie botanique*, Gauthier-Villars, 1976.

Chapitre 9

- BOURNERIAS M., ARNAL G., BOCK C., *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*, Belin, 2001.
 FAVARGER Cl., ROBERT P.A., *Flore et végétation des Alpes*, I. *Étage alpin* (1962), II. *Étage subalpin* (1966), Delachaux & Niestlé.

- JACQUIOT C., *La forêt*, Masson, 1996.
- JOLIVET P., *Les Fourmis et les plantes*, Boubée, 1986.
- KÖRNER C., *Alpine Plant Life*, 2^e ed., Springer, 2003.
- LARCHER W., *Physiological Plant Ecology*, 4^e éd., Springer, 2003.
- LEMÉE G., *Précis d'écologie végétale*, Masson, 1978.
- PUIG H., *La forêt tropicale humide*, Belin, 2001.
- SPERANZA A., CALZONI G.L., *Atlas de la structure des plantes*, Belin, 2005.

Chapitre 10

- ALLANO L., CLAMENS A., *L'évolution, des faits aux mécanismes*, Ellipses, 2000.
- BARTHELEMY D., *Convergences géographiques*, DEA univ. Montpellier 2, 1983.
- BONJEAN A., «Histoire de la culture des céréales et en particulier celle du blé tendre (*Triticum aestivum* L.)», *Dossier de l'environnement*, n° 21, INRA, 2001.
- DARWIN Ch., *De l'origine des espèces* (1880), La Découverte, traduction, 1989.
- DAVID P., SAMADI S., *La théorie de l'évolution*, Flammarion, 2000.
- DUVIGNEAUD J., SAINTENOY-SIMON J., «Les haldes calaminaires de Plombière (province de Liège, Belgique)», *Nat. Belges*, n°79, 1998.
- GOUYON P.H., HENRY J.P. ARNOULD J., *Les avatars du gène*, Belin, 1997.
- GORENFLOT R., RAICU P., *Cytogénétique et évolution*, Masson, 1980.
- HALLE F., *Plaidoyer pour l'arbre*, Actes Sud, 2005.

Chapitre 11

- BAUMANN H., *Le bouquet d'Athéna. Les plantes dans la mythologie et l'art grecs*, Trad. R. BARBIER, Flammarion, 1982.
- CARDON D., *Le Monde des teintures naturelles*, Belin, 2004.
- COINEAU Y., KRESLING B., *Les inventions de la Nature et la Bionique*, Hachette, 1987.
- FRANCHE C., DUHOUX E., *La transgénèse végétale*, Elsevier, 2001.
- HARLAN J.-R., *Les plantes cultivées et l'Homme*, 1987, PUF.
- HAUDRICOURT A.G. & HÉDIN L., *L'Homme et les plantes cultivées*, Métailier, 1987.
- PELT J.-M., *Drogues et plantes magiques*, Fayard, 1983.
- PELT J.-M., *La médecine par les plantes*, Fayard, 1986.
- PITRAT M., *Histoire de légumes*, INRA, 2003.
- POTIER P., CHAST F., *Le magasin du bon Dieu, les extraordinaires richesses thérapeutiques des plantes et des animaux*, Lattes, 2001.
- SNYDER S., *Les drogues et le cerveau*, Belin-Pour la science, 1986.

Index des noms français

- Abaca 246
 Abricotier 59
 Acacia 67, 167, 192-193, 197, 276
 Actinomycète 126-127
 Agaric 121
 Agavacée 64, 144, 246
 Aigremoine 164
 Ail 239
 Airelle 239
 Aizoacée 186, 199
 Ajonc 8, 185, 225
 Alchémille 73
 Aldrovandie 105, 112
 Algue 12, 15-18, 25-26, 28, 43-46, 86, 87, 94, 115-116, 128-129, 132-134, 153-154, 211-212, 239, 248, 251, 274
 Algue bleue 19, 44, 131, 169, 248
 Algue brune 45, 44, 248
 Algue rouge 43, 45, 169, 177, 248, 273
 Algue verte 42, 44, 115, 169, 269, 272-273
 Alisier 102
 Aloès 144
 Amadouvier 92-93, 97-98
 Amandier 194
 Amanite 46, 121
 Amanite phalloïde 96, 184
 Amanite tue-mouches 96
 Amborellacée 32
 Ambroisie 62
 Amidonnier 262
 Ananas 170
 Ancolie 56, 65
 Androsace 207, 217
 Anémone 48
 Angélique 104
 Angiosperme 21, 24, 3032, 34, 36-37, 48, 58, 63, 102, 104, 119, 122, 126, 132, 140-142, 190, 275
 Antennaire 73
 Anthyllis vulnéraire 71
 Aphyllanthe 201
 Apiacée 55-56
 Apocynacée 190, 256, 261
 Aracée 54, 64, 67
 Arachide 59, 96, 167-169
 Arbousier 206
 Archégoniate 42, 44
 Aristoloche 67
 Aristolochiacée 34
 Armérie 213
 Armérie alpine 219
 Armérie de Sibérie 213
 Armérie des Alpes 213
 Armérie maritime 213, 218, 222
 Armillaire 98-99, 125
 Arnica 253
 Aroïdée 238
 Arolle 138
 Arroche 239
 Arum 54, 66, 68, 113, 181
 Asclépiadacée 190, 192
 Ascomycète 46, 90, 259
 Ascophylle 248
 Asperge 188, 239
 Asperge commune 229
 Asperge prostrée 228-229
 Aster des Alpes 209
 Astéracée 53-54, 59, 60, 62, 73, 142-143, 155, 178, 187, 190, 214, 219, 252, 273
 Astragale 185, 203-204
 Aubépine 186
 Aucuba 68
 Aulne 126-127
 Avocatier 58-60
 Avoine 59, 167
 Bactérie 77, 92, 95, 102, 126-127, 132, 166, 170, 178, 192, 195-196, 209-210, 266
 Balanophoracée 104
 Balisier 55
 Balsamine 65, 167
 Balsamine à petites fleurs 157
 Balsamine de l'Himalaya 157
 Bambou 250-251
 Bananier 55
 Baobab 34, 67, 197-198
 Bardane 252-253
 Basidiomycète 46
 Bégonia 13-15
 Belladone 257
 Bennettitales 132, 142
 Benoîte 164
 Bérardie 214-215
 Betterave 59, 155, 239, 241, 266
 Blé 34, 58-59, 72, 74, 99, 235, 240, 250, 262-263, 268
 Blé dur 235
 Blé noir 178
 Blé tendre 99, 234
 Bleuets d'Asie mineure 241
 Bolet 46, 96, 119, 121, 123
 Bombacacée 246
 Bombax 246
 Boraginacée 50, 164, 187, 216, 254-255
 Bougainvillée 55
 Bouleau 148, 175, 185, 251
 Bouleau verruqueux 176
 Bouton-d'or commun 24
 Brachychiton 197
 Broméliacée 55, 114, 140, 166, 170-171
 Bruyère 48, 122, 185, 240
 Bruyère ciliée 159
 Bryophyte 21, 27-28, 41-42, 86, 122, 138
 Buddleia 157
 Cabaret des Oiseaux 114, 252
 Cactacée 64, 67, 199, 259
 Cactée 50, 67, 197-199, 202, 204-205, 226, 258
 Cactus 185
 Cactus-raquette 199, 273
 Caféier 59, 169
 Calamite 135-136
 Callune 48, 175
 Camarine 201
 Camarine noire 202
 Cameline 155
 Campanulacée 60, 215
 Campanule 50, 59-60, 215
 Campanule du Mont-Cenis 209
 Canche blanchâtre 170
 Cannabinacée 246
 Canne à sucre 74
 Canneberge 239
 Capillaire des murailles 36
 Capucine 65
 Cardamine hirsute 167
 Cardère 114
 Cardère sylvestre 113
 Carex 164
 Carex des sables 150-151
 Caryophyllacée 112-113, 119
 Casse 66
 Caulerpe 29
 Céleri 239
 Centaurée des montagnes 53
 Céphalanthère 126
 Cératophyllacée 34
 Cerisier 59
 Césalpiniacée 66
 Champignon 12, 15, 19-21, 25, 28, 43-46, 77, 79, 82, 89-103, 105, 115-127, 132-135, 148, 150, 156, 162, 170, 178, 192-193, 196, 247, 256, 259-260
 Chanterelle 46
 Chanvre 105, 246
 Chardon 55
 Chardon à foulon 252
 Chardon bleu 55-56
 Chardon-Roland 162
 Charme 57, 119, 178
 Châtaignier 59, 67, 72, 119, 230
 Chêne 34, 57, 72, 93, 98-99, 118-119, 168, 170, 177, 183, 186, 188, 190, 193-194, 230, 244
 Chêne pédonculé 176
 Chêne pubescent 118-119, 202
 Chêne rouvre 194
 Chêne sessile 184
 Chêne truffier 118-119
 Chêne-kermès 194
 Chêne-liège 206, 246
 Chêne-faux 230
 Chêne-vert 202, 206
 Chénopode Bon-Henri 155
 Chénopodiacée 155, 241
 Chicorée vulnérante 187
 Chiendent 150-151, 241
 Chitinomycète 132

- Chlamydosperme 37
 Chlorelle 128
 Chlorophyte 44-45
 Chou 155, 189, 239
 Chou de Richer 214
 Chrysophycée 45
 Ciboulette 239
 Cirse des champs 151
 Cirse épineux 242
 Ciste 104, 202, 227
 Ciste à ladanum 227
 Clématite 162
 Clématite commune 168
 Clématite des Alpes 48
 Cobée 78
 Coca 260
 Coca-fesses 254
 Cocotier 163
 Colchique 257
 Colza 59, 65, 265
 Composée 54, 142, 273
 Concombre 255
 Conifère 36, 74, 135-140
 Conopode 239
 Coprin 96, 245
 Coquelicot 69, 155, 162, 241, 276
 Corallinacée 248
 Corallorhize 121
 Cordaïtale 135
 Cortinaire 96
 Cortinaire montagnard 95
 Cotoneaster 166
 Cotonnier 59, 74, 162, 246
 Coudrier 62, 119
 Courge 252
 Crachat de Lune 20
 Cranson 239
 Crassulacée 199
 Crithme 170
 Crucifère 52, 167, 189, 196, 273
 Cryptogame 37
 Cucurbitacée 69, 168
 Cuscuta 104-105, 203
 Cuscuta d'Europe 101
 Cyanelle 128
 Cyanobactérie 19-20, 24, 44, 80, 115, 127-129, 131-132, 169, 209
 Cyanophycée 19, 44
 Cyanophyte 44
 Cycadale 238
 Cycas 28, 36, 135, 137-138
 Cymbalaire 167
 Cynoglosse 164
 Cyprès 35-36, 209
 Cytinet 103-104
 Cytinus hypocistis 103
 Dattier 63, 194
 Dauphinelle 65
 Dermatocarpon 116
 Diatomée 16, 45
 Dicotylédone 24, 33, 143-144, 184
 Dictyotale 212
 Didiéracée 186, 199
 Digitale 149, 170, 257
 Dinophycée 169
 Dionée 13, 111-112
 Dionée attrape-mouches 111
 Dipsacacée 252
 Dompte-venin 113
 Dracaena 34
 Dragonnier 34, 144
 Droséra 94, 106-107, 110, 113-114, 122, 244-245, 254
 Edelweis 172, 202, 218
 Églantier 73, 166, 193
 Élodée 12, 194
 Élodée du Canada 153
 Embryophyte 25, 27, 42, 44
 Engrain 235, 262
 Entéromorphe 169, 269
 Épervière 73
 Épervière piloselle 178
 Éphedra 36-37, 261
 Épicéa 138, 148, 176, 221, 223-224
 Épilobe 161
 Épine-vinette 61, 99
 Épipactis 68, 126
 Épiphyte 75, 166, 171, 173
 Épure 267
 Équisétophyte 40
 Érable 65, 98, 161-162
 Érable à sucre 274
 Ergot du Seigle 91, 96, 99, 102, 259
 Éricacée 122
 Érigeron du Canada 155
 Érodium 195, 218
 Eucalyptus 67, 74, 155, 270
 Eucaryote 18, 25-26, 44, 132
 Eudicotylédone 33-34
 Euglène 17-17, 129
 Euphorbe 99, 102, 142, 198, 206, 226
 Euphorbe arborescente 203
 Euphorbe arbustive 205
 Euphorbe cactiforme 199
 Euphorbe épineuse 187
 Euphorbe petit-cyprès 100
 Euphorbiacée 167, 190, 239, 258
 Euphrase 103
 Fabacée 53, 189, 215
 Faux Amadouvier 93
 Fégatelle 42
 Faux de Verzy 230
 Figuier 71-72, 151
 Figuier Banian 150
 Figuier de Barbarie 199
 Filicophyte 40
 Flacourtiacée 257
 Forsythia 61
 Fougère 21, 28, 36-43, 86-87, 121-122, 135-136, 145, 147, 158, 162, 170-171, 173, 189, 223, 235
 Fougère à graines 135
 Fougère aquatique 41, 127
 Fougère arborescente 75
 Fougère fleurie 223
 Fougère qui marche 150
 Fougère-Aigle 150, 177
 Fragon 30, 273
 Fraisier 31, 150
 Framboisier 239
 Fraxinelle 188
 Frêne 162
 Fritillaire 49-50
 Fromager 155
 Fucus 43-44, 248
 Fucus denté 43
 Fucus vésiculeux 248
 Gaillet 104
 Gamopétale 50
 Garance 249
 Génépis 172, 217
 Génépis laineux 207
 Genêt 189, 225, 229
 Genêt à balais 101, 167, 225-227
 Genêt continental 226
 Genêt dressé 228
 Genêt maritime 228-229
 Génévrier 36, 167
 Génévrier commun 227
 Génévrier en galette 227
 Génévrier oxycèdre 168
 Gentiane 253
 Gentiane acaule 208
 Gentiane printanière 209
 Geraniacée 64
 Géranium 163
 Gesse printanière 49
 Gingembre 34
 Ginkgo 28, 36, 137-138
 Giroflée des dunes 172
 Glomale 122
 Glycérie 189
 Graminée 61, 72, 122, 152, 157, 177, 184, 162, 232, 235, 250-251, 262-263
 Grassette 106-107, 244
 Gratteron 186
 Grémil 50
 Griffes de sorcières 199
 Gui 102-103, 166-168
 Gymnosperme 27, 36-37, 62, 122, 132, 138-141
 Hépatique 28, 42-43, 122, 167, 254
 Hêtre 57, 84, 97, 119-120, 123, 174-178, 184, 205, 230
 Hévée 264
 Houblon 57
 Hydroptéridale 41
 If 184, 267
 Igname 238, 264
 Immortelle 201
 Indigotier 247
 Iris 49, 187
 Iris nain 50, 220-221
 Ivraie 155
 Jacinthe d'eau 61, 153, 164
 Jacinthe des bois 179
 Jacquier 171
 Jojoba 267
 Jonc ténu 157

Joubarbe «toile d'araignée» 100
 Joubarbe 199
 Jussie 153, 157
 Jute 246
 Kapok 246
 Khât 260
 Kiwi 57
 Lamiacée 64, 67, 191
 Lamier 231
 Laminaire 43, 45, 248, 274
 Laminariale 212
 Laurier 166
 Laurier-cerise 189
 Laurier-rose 201
 Lavande 202
 Légumineuse 61, 66, 71, 126-127, 163, 184-185, 190, 197, 203, 240
 Lentibulariacée 105
 Lentille 240
 Lentille d'eau 14, 16, 164, 240
 Lépidocarpon 136
 Lépidodendron 135-136
 Lépiote 96
 Levure 46, 91, 95
 Liane 75, 101, 103, 125, 135
 Lichen 44, 115-117, 132-133, 145, 14-148, 150, 170, 195-196, 209, 243, 247, 275
 Lierre 65, 104, 179, 206
 Liliacée 144, 182
 Limodore 117, 125
 Lin 58-60, 155, 241, 246
 Linacée 246
 Linaigrette 22, 160
 Linaire couchée 241
 Linaire des Alpes 220
 Lis 216
 Lis martagon 71
 Lis orangé 221
 Liseron 259
 Lithothamnée 248
 Lotier 189
 Lupin 149
 Luzerne cultivée 59, 196
 Lycophyte 40
 Lycopode 28, 40-41, 122, 135-136
 Lycopode à massue 160
 Lycopode inondé 149
 Macre 164
 Magnolia 34
 Magnoliidée 34, 143
 Mahonia 166
 Maïs 34, 59, 63, 74, 99, 195, 262-263, 266-268
 Malvacée 31, 69, 246
 Mancenillier 258
 Mandragore 258
 Manioc 238, 264
 Marcgraviacée 65
 Marguerite 54, 142, 219
 Marronnier 69, 166
 Matricaire 155
 Matricaire en disque 157
 Mélampyre 55, 103

Mélampyre à crêtes 102
 Méleze 35, 115, 119
 Mélitte 50
 Melon 193
 Mérule 95
 Mesembryanthémacée 64
 Micocoulter 166
 Mil 263
 Mildiou 46, 98-99, 224
 Millet 240, 263
 Mimosa 67
 Mimosacée 64
 Moisissure 46, 91
 Molinie 151-152, 175, 177
 Monimiacee 144
 Monocotylédone 33-34, 143-144, 184, 212, 266
 Monotropacée 122
 Monotrope 105, 123, 125
 Moracée 64, 171
 Morille 46
 Mouron 11
 Mouron des champs 31
 Mouron rouge 55
 Mousse 21, 28, 41-43, 86-87, 94, 116, 122, 145, 162, 170, 177, 196-197, 209, 243, 251
 Mucor 46, 91
 Mufler 50
 Mûre arctique 239
 Mûrier à papier 80
 Musacée 144, 246
 Mycophyte 46
 Myrtacée 64, 123
 Myxomycète 46
 Nèfle sauvage 239
 Nénuphar 50
 Néottie 124
 Nepenthacée 105
 Nidulariacée 156
 Nigritelle 8-9
 Noyer 59, 65, 178
 Nymphéacée 34
 Œillet négligé 209
 Œnothère 67
 Oïdium 98-99
 Olivier 59, 194, 209
 Ombellifère 55-56, 239
 Onagre 229
 Onagre de Lamarck 228
 Oomycète 45
 Ophioglossacée 41
 Ophioglosse 122
 Ophrys 8, 50, 70-71, 255
 Ophrys abeille 7-8
 Ophrys mouche 70
 Oranger 65
 Orchidacée 50, 273
 Orchidée 8-9, 22, 28, 34, 49-51, 60, 65, 67-70, 72, 89, 105, 109, 117, 121, 123-126, 157-158, 162, 170-171, 192, 231, 243, 245, 254-255, 265-266, 273-275
 Orchis 254-255

Orchis-bouc 67
 Orchis odorant 67
 Orchis «punaise» 67
 Orchis sureau 50
 Orge 59, 263
 Orge des rats 167
 Orge vêtue 240
 Orme 99, 101, 162, 169, 184
 Orobanchacée 103-104
 Orobanche 9, 101-105, 123, 162
 Orobanche du Gaillet 104
 Orobanche mineure 104
 Orobanche rameuse 105
 Ortie 57, 188
 Oseille 178
 Osmonde royale 223
 Oyat 200-201, 151
 Palmier 34, 36, 144, 252
 Palmier à huile 167, 266
 Palmier des Seychelles 254
 Palmier nain 203
 Palmier-Dattier 57
 Pandanacée 144
 Panicaut 55-56
 Panicaut des champs 104
 Papyrus 249
 Parmélie 117
 Parnassie 72
 Parnassie des marais 72
 Passiflore 188
 Pastel 247
 Pêcher 59
 Pédiculaire 103
 Pensée des Alpes 50
 Pensée du Mont-Cenis 215
 Pervenche de Madagascar 256
 Peuplier 74, 162, 245, 264
 Peyotl 258-259
 Pézize 90, 162
 Phanérogame 25, 37, 47
 Phéophycée 44, 248
 Philodendron 75
 Phragmite 151, 251
 Phycomycète 46
 Phycophyte 46
 Picris 161
 Piéride du Chou 189
 Pigamon 56
 Pigamon des Alpes 56
 Piloselle 178
 Pimprenelle 58
 Pimprenelle épineuse 187
 Pin 35-36, 62-63, 119, 123, 165, 197, 201, 244
 Pin cembro 165
 Pin corse 219
 Pin de Monterey 275
 Pin de Wollemi 139
 Pin maritime 62
 Pin noir 78
 Pin parasol 275
 Pin sylvestre 176, 224
 Pinacée 37

- Pinguicule 109
 Pissenlit 53, 73, 75, 160
 Pistachier 57
 Pivoine 213
 Plantain «Corne de Cerf» 221-222, 224
 Plantain 59, 169, 243
 Plante carnivore 22, 89, 94, 105-107, 112-114, 122, 177, 244, 274
 Plante-cailloux 177
 Plante calamitaire 213
 Platane 161
 Pleurote 79
 Plombaginacée 64
 Poacée 72, 250
 Poirier 59, 239
 Pois 58, 61, 99, 193, 240, 274
 Pois-chiche 240
 Polypode 39
 Polypore soufré 93
 Pomme de terre 34, 45, 98-99, 186, 238, 224-225, 241, 264
 Pommier 31, 58-59, 205, 239
 Posidonie 29, 153-154
 Potentille des Oies 243
 Prasinophycée 45
 Prêle 28, 40, 135-136, 162
 Prêle commune 151
 Préphanérogame 142
 Préspermaphyte 28, 37
 Primevère 60-61, 181
 Primevère de Chine 50
 Primevère du Piémont 209
 Procaryote 18-19, 24, 44, 47, 127-128, 131-133, 209-210
 Protiste 19
 Prunellier 186
 Prunier «Quetsches d'Alsace» 59
 Prunier «Reine-claude dorée» 59
 Psilocybe 259
 Psilophyte 134
 Ptéridophyte 21, 27, 37-38, 40-42, 122, 132, 134-136, 138, 145, 196, 210
 Ptéridospermale 135, 137
 Ptéridospermée 37
 Ptérotèque de Nîmes 157
 Pulmonaire 50, 254-255
 Pulsatille 161-162, 168
 Pyrèthre 257
 Radis 83
 Radis maritime 239
 Rafflésiacée 104
 Ramie 246
 Ranale 24
 Reine-des-prés 255
 Renonculacée 254
 Renonculale 24
 Renoncule 29, 50, 65
 Renoncule rampante 148
 Renouée à pointes 157
 Renouée de Sakhaline 157
 Réséda blanc 157
 Rhamnacée 190
 Rhodobionte 44
 Rhodophyte 44
 Rhubarbe 178
 Riz 59, 240, 262-263, 266
 Robinier 185, 276
 Ronce 73, 150, 186
 Rosacée 73, 144, 164, 189, 227
 Rose de Jéricho 196
 Rose de Noël 65
 Rose trémière 31
 Roseau 34, 229, 245, 251
 Rosier 185, 266
 Rouille 46, 99-100, 102
 Rubiacée 104
 Russule 15
 Russule charbonnière 119
 Rutacée 188
 Sabot de Vénus 22
 Sainfoin 59
 Sapin 31, 86
 Saponaire 190, 253
 Sargasse 43
 Sarracénacée 105
 Sarracénie 107-108, 113
 Sarrasin 178
 Sauge 68
 Sauge glutineuse 104
 Saule 34, 56-57, 67, 72, 162, 255
 Saxifrage 207
 Saxifrage à feuilles opposées 209
 Scolopendre 38
 Scrophulariacée 55
 Sébacinacée 124
 Seigle 59, 62, 99, 234, 240, 251, 259
 Sélaginelle 22, 4041, 135-136, 196
 Sénéçon 190
 Sénéçon de Jacob 191
 Sénéçon du Cap 157
 Sensitive 13
 Silène 113, 155, 162
 Silène acaule 207, 224
 Sisal 246
 Soja 58-59, 238
 Solanacée 238, 258
 Soldanelle 142, 205
 Sorgho 59, 263
 Spartine 265
 Spartine d'Angleterre 233
 Spartine de Townsend 232
 Spermaphyte 24, 30-31, 35, 145, 211
 Sphaigne 94, 158
 Sphénophyllale 135
 Spirée 255
 Sterculiacée 276
 Strophaire 15
 Suce-pin 123
 Tabac 101, 105, 255, 266
 Tamaris 197
 Téosinte 262
 Thallophyte 28, 43, 46, 115, 246
 Thym 217
 Tilleul 162, 185
 Tomate 193
 Tourbière 93-94, 106-107, 148, 160, 249
 Tournesol 59, 219
 Trèfle «enterreur» 167
 Trèfle blanc 189
 Trèfle des prés 59
 Trèfle étoilé 167
 Trèfle incarnat 59
 Triticale 233-234
 Troène 166
 Truffe 46, 118-119
 Truffe blanche 119
 Truffe noire 118-119
 Tulipe 49-50, 182
 Typha 160-161
 Ulve 17, 45, 169, 269
 Urticacée 246
 Utriculaire 112-113, 194
 Vallisnérie 63
 Vanille 60, 71
 Vesce 191
 Vesce commune 61
 Vesse-de-loup 96, 162
 Vigne 99, 104
 Violette 61, 165
 Violette de Rouen 214
 Violette de Toulouse 268
 Violette odorante 61
 Viorne obier 53, 166
 Xanthelle 128
 Yucca 34, 144
 Zanonie 252
 Zostère 29, 63, 211
 Zygomycète

Index des noms botaniques

Acacia alata 64
Acacia cornigera 192
Acacia horrida 186
Acer saccharum 274
Aconit napel 242
Actinidia 57
Adansonia 67, 198
Adiantum 36
Adoxa moschatellina 179
Ægilops speltoides 235
Ægilops squarrosus 235
Agrobacterium tumefaciens 102, 266
Albizzia 67
Allium 239
Allium ampeloprasum 182
Aloe 144
Alsomitra macrocarpa 252
Althea rosea 31
Amborella 32
Ammophila arenaria 200
Anagallis arvensis 31
Anagallis monelli 11
Andira humilis 197
Androsace vandelli 217
Angraecum 67, 70, 171
Angraecum sesquipedale 69, 171
Anthoceros 42
Anthurium 54
Arabidopsis thaliana 52, 196
Arachis hypogea 169
Araucaria araucana 185
Arceuthobium oxycedri 167-168
Arctium tomentosum 252
Armeria maritima 213, 225
Armillaria mellea 98
Arnica montana 253
Artemisia genepi 172
Artemisia glacialis 172
Artemisia laxa 172
Arthobotrys dactyloides 97
Artocarpus heterophyllus 171
Arum maculatum 66, 179
Asparagus officinalis 229
Asparagus off. subsp. prostratus 229
Aspergillus 96
Asplenium caudatum 150
Asplenium fissum 147
Aster alpinus 209
Astragalus centralpinus 157
Atropa belladonna 257
Avicennia 84
Azolla 127
Bacillus thuringensis 266
Berardia subacaulis 214-215
Berberis vulgaris 101
Bidens 54, 157
Bilbergia 170
Boehmeria nivea 246
Boletus parasiticus 96

Botrychium lunaria 121
Brassaia actinophylla 78
Brassavola digbyana 231
Brassica oleracea 233, 265
Brassica richeri 214, 219
Brassocattleya 231, 276
Brassavola 276
Broussonetia papyrifera 80
Bryum capillare 42
Bulgaria inquinans 93
Calamagrostis 151
Calamagrostis epigeios 177
Callistemon 56
Calluna vulgaris 48
Calothamnus quadrifidus 64
Camelina alyssum 155
Campanula cenisia 209
Cannabis sativa 246
Carex arenaria 151
Carpinus betulus 57
Carpobrotus 199
Carpotroche brasiliensis 257
Carum 239
Caryedes brasiliensis 184
Cassia fistula 66
Castilleja 55
Cattleya gigas 231
Caulerpa racemosa 154
Caulerpa taxifolia 153-154
Cenchrus 263
Centaurea montana 53
Cephalocereus nobilis 199
Cephalotus 108
Cereus 198
Ceterach 196
Chara 44
Cheilanthes vellea 87
Chlamydomonas 17-18, 44
Chlorociboria aeruginosa 15
Chondrus crispus 248
Chorizia 197
Chrysanthemum carneum 257
Chrysanthemum cinerariaefolium 257
Chrysanthemum roseum 257
Cichorium spinosum 187
Cissus 103-104
Cistus ladanifer 227
Cistus paliniae 227
Cladina 116
Claviceps 91
Claviceps purpurea 259
Clematis alpina 48
Clematis vitalba 168
Cobaea scandens 78
Cola nitida 276
Colchicum 257
Colleotrichum lagenarium 193
Cooksonia 134
Corallorhiza 125, 275

Corchorus 246
Cordyceps 99
Cortinarius orellanus 95-96
Corydalis solita 179
Corynephorus canescens 170
Costus 34
Cotoneaster integerrima 227
Cotoneaster jurana 227
Cryptomeria 270
Cupressus arizonica 139
Cyathus 156
Cymbidium 60
Cynomorium 104
Cynomorium coccineum 103
Cyperus papyrus 249
Cytisus scoparius 101, 225
Cytisus scoparius subsp. maritimus 225-226
Cytisus scoparius subsp. scoparius 225-226
Dactylaria 97
Dactylorhiza 65
Darlingtonia californica 108
Dendrobium spectabile 49
Dianthus pavonius 209
Diapensia lapponica 207
Dictamnus albus 188
Digitalis purpurea 149, 257
Dinophysis 44
Dioclea megacarpa 184, 190
Dionea 105
Dionea muscipula 111
Dioscorea 239
Diotis 172, 202
Dipsacus fullorum 252
Dipsacus sylvestris 113, 252
Dischidia rafflesiana 191-192
Doronicum grandiflorum 219
Dracunculus 54, 68
Dracunculus muscivorus 54
Drosera 105, 109-110
Drosera intermedia 106
Drosera rotundifolia 110
Drosophyllum 105
Dryas octopetala 63
Ebenus cretica 215
Ecballium 167
Ecballium elaterium 168
Echium candicans 216
Echium wildpretii 216
Eichhornia crassipes 153, 164
Elaeis guineensis 167
Elodea canadensis 12
Empetrum hermaphroditum 201
Empetrum nigrum 202
Endothia parasitica 119
Entada gigas 163
Epipactis helleborine 245
Epipogon 125, 275

- Equisetum telmateia* 40
Erica ciliaris 48, 159
Eritrichium nanum 217
Erodium corsicum 218
Erodium reichardii 218
Eryngium alpinum 56
Eryngium campestre 162
Eryngium maritimum 56
Erythroxyton coca 260
Eucalyptus regnans 34
Euchelia jacobaea 191
Euglena 44
Euphorbia acanthothamnus 187, 204
Euphorbia balsamifera 197
Euphorbia canariensis 198
Euphorbia cyparissias 100
Euphorbia dendroides 203
Euphorbia lathyris 267
Euphorbia spinosa 187
Evernia 117
Festuca arundinacea 122
Ficus carica 71
Ficus magnoloides 151
Fomes 125
Fomes fomentarius 93
Fomes tomentosa 92
Frankia 127
Fritillaria tubiformis 49
Fucus serratus 43
Furcraea sellosa 64
Galeola 125
Galeopsis 191
Galeopsis pubescens 233
Galeopsis speciosa 233
Galeopsis tetrahit 233
Galinsoga 155, 157
Galium aparine 179
Genista pilosa 229
Genlisea 105, 109
Gentiana alpina 206
Gentiana kochiana 206
Gentiana lutea 253
Gentiana verna 209
Glottiphyllum album 64
Glyceria spectabilis 189
Gnetum 37
Gossypium 246
Griffithsia corallina 248
Grimmia 197
Hammarbya paludosa 158
Haraella odorata 51
Harrisia nashii 64
Hedera helix 179
Heliophora 105, 108
Heliophora nutans 89
Helichrysum microphyllum 201
Helleborus viridis 65
Hepatica nobilis 254
Hibiscus rosa-sinensis 67
Hordeum murinum 167
Hura crepitans 167
Hydnocarpus 257
Hydnophytum 192
Iberis 241
Ipomaea violacea 259
Iris cengialtii 214
Iris chamaeiris 220-221
Isatis tinctoria 247
Juniperus communis 227
Laminaria 44
Laminaria hyperborea 43
Lamium hybridum 231
Laportea 188
Lathyrus vernus 49
Lemna 14
Leontopodium alpinum 172
Letharia vulpina 115
Lilium bulbiferum 221
Lilium pyrenaicum 216
Lilium rubrum 216
Limodorum 275
Limodorum abortivum 117
Limonium cf. acutifolium 201
Linaria supina 241
Linaria thymifolia 217
Linum usitatissimum 246
Lithops aurantiaca 186
Lodoicea maldivica 254
Loiseleuria procumbens 207
Lophoceros schottii 204
Lophophora williamsii 258-259
Ludwigia grandiflora 153
Lycopodiella inundata 41, 149, 245
Lycopodium clavatum 160
Macrocystis 43
Mandragora autumnalis 258
Marchantia 42
Masdevallia caudata 51
Mastocarpus stellatus 43, 45, 248
Mathiola sinuata 172
Maxillaria 162
Medicago marina 172
Medicago minima 196
Melaleuca uncinata 123
Melampyrum cristatum 102
Melittis melissophyllum 50
Meripilus giganteus 92
Mesembryanthemum cristallinum 153
Molinia coerulea 175
Morisia hypogaea 167, 215
Musa textilis 246
Muscari parviflorum 182
Musschia aurea 215
Myrmecodia 191-192
Nectria hematococca 193
Neottia 275
Neottia nidus-avis 124
Nepenthes 105, 108-109, 113
Nepenthes lowii 109
Nepenthes madagascariensis 108
Nepenthes rajah 109
Nephrolepis abrupta 145
Nigritella corneliana 9
Notochlaena 196
Enothera erythrosepala 228-229
Oncidium lucidum 51
Oncoba echinata 257
Ononis cenisia 53
Onosma graeca 187
Ophrys apifera 7-8, 71
Ophrys drumana 70
Ophrys insectifera 70
Ophrys subinsectifera 70
Ophrys tenthredinifera 49
Opuntia 198-199, 273
Orchis italica 241
Orchis odorata 67
Orobancha amethystea 104
Orobancha gallii 104
Orobancha ramosa 101
Orobancha rapum-genistae 101
Osmunda regalis 223
Osteospermum 53
Ostreococcus tauri 45
Otanthus maritimus 172
Oxalis acetosella 21
Pachypodium 197
Paeonia broteroi 213
Paeonia clusii 213
Papaver sp. 276
Paphiopedilum 60
Parmelia compressa 117
Paspalum 157
Passiflora adenopoda 188
Pelargonium 59, 205
Pelargonium radula 64
Penicillium 46, 91, 95, 256
Petrocelis cruenta 43, 45
Phaeolus 96
Phanaerochaete chrysosporium 95
Phellinus igniarius 93
Phragmites australis 229, 245
Phyllitis scolopendrium 38
Phyllostachys pubescens 250
Physoplexis comosa 214-215
Phytophthora infestans 45, 224
Pilobolus 162
Pilocereus 202
Pinguicula 105, 107
Pinguicula vulgaris 106
Pinus laricio 219
Pinus radiata 275
Plantago coronopus 221-222
Plectranthus oertendahlii 64
Pleurotus ostreatus 79
Plumbago capensis 64
Poinsettia 55
Polyporus sulfureus 93
Polysiphonia 44
Polystichum aculeatum 233-235
Polystichum lonchitis 233-235
Polystichum setiferum 233-235
Porphyra 44, 248
Posidonia oceanica 212
Primula floribunda 233
Primula kewensis 233
Primula officinalis 61
Primula pedemontana 209
Primula verticillata 233

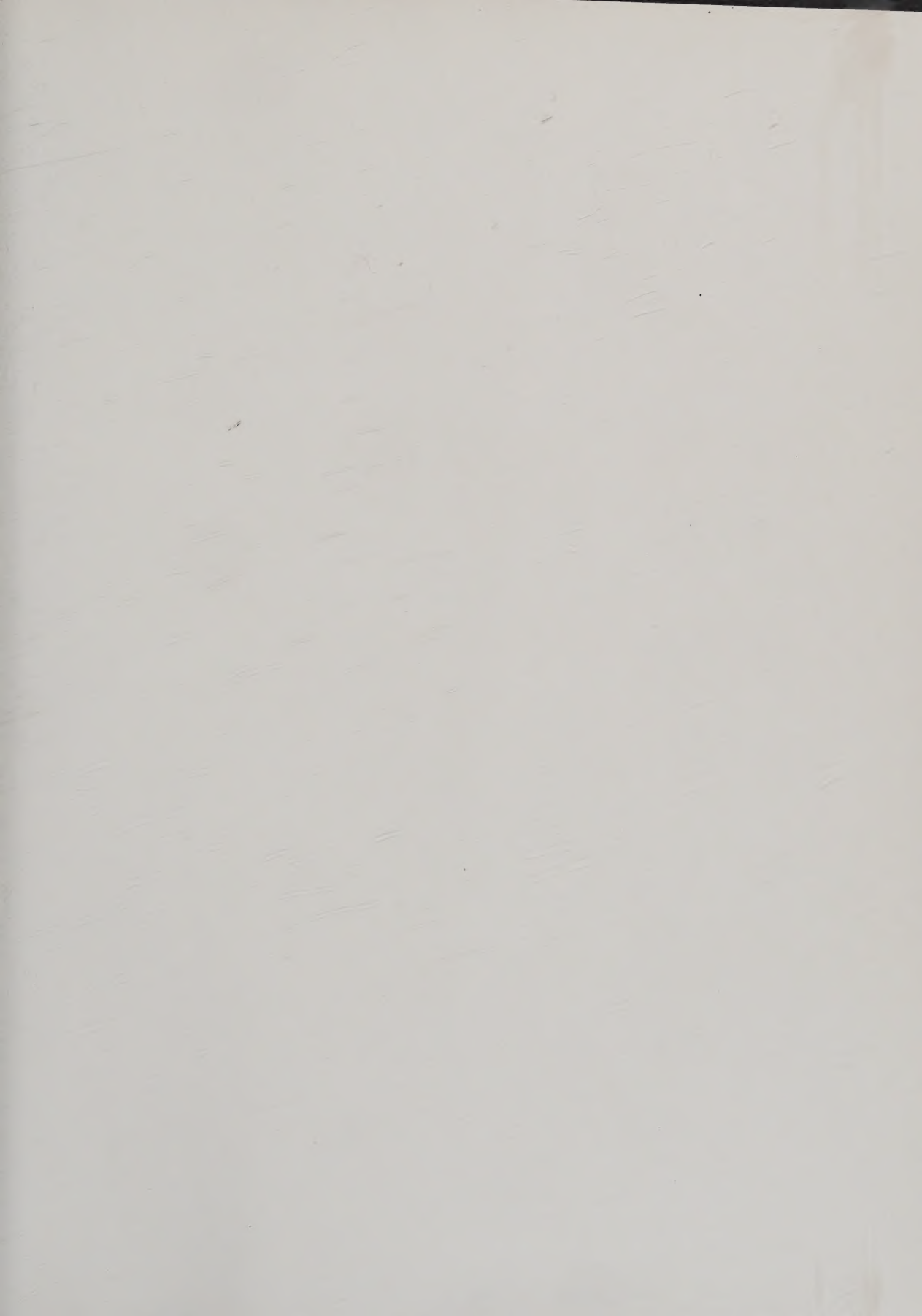
- Prochlorococcus marinus* 45
Protea repens 47
Prunus divaricata 233
Prunus domestica 233
Prunus spinosa 233
Pseudevernia furfuracea 115
Psilotum 41, 134
Psilotum triquetrum 41
Ptilostemum casabonae 187
Puccinia tritici 99
Pulsatilla vulgaris 48, 168
Quercus suber 246
Rafflesia 67, 103-104, 109
Ranunculus auricomus 179
Ranunculus ficaria 179
Ranunculus repens 24
Raphanobrassica 233
Raphanus sativus 233
Rauwolfia serpentina 261
Rhipsalis 197
Rhizanthella gardneri 123
Rhizobium 127
Rhizocarpon 150
Rhizocarpon geographicum 147
Rhizoctonia 124, 125
Rhizophora 170
Rhyncholelia 276
Rhynia 41, 117, 125, 132, 134-135
Ricinodendron rautaneii 239
Rivularia 19-20
Robinia pseudacacia 276
Roccella tinctoria 247
Roridula 107, 113-114
Roridula gorgonias 114
Roridula marlothii 114
Rubus fruticosus 73, 186
Ruppia 63
Ruscus 273
Ruscus aculeatus 30
Salix 255
Saponaria officinalis 253
Sarcopoterium spinosum 187
Saxifraga oppositifolia 209
Saxifraga retusa 207
Schistostega pennata 177
Scilla sibirica 182
Secale cereale 233-234
Sedum 199
Selaginella lepidophylla 196
Senecio helenitis 211
Sequoiadendron 86
Serpula lacrymans 95
Simmondsia chinensis 267
Solanum berthaudii 186
Sparassis crispus 96
Spartina alterniflora 233
Spartina anglica 233
Spartina maritima 232-233
Spartina townsendi 232-233
Spathiphyllum floribundum 64
Spirogyra 44
Stapelia variegata 66
Stereocaulon 145
Sterictiphora furcata 70
Strelitzia 67
Striga 103
Stylopaga 97
Stypa 164
Stypa pennata 162, 168
Taraxacum cucullatum 73
Taraxacum dens-leonis 73
Taxodium mexicanum 36
Taxus baccata 184
Thuja plicata 246
Tillandsia 166, 170
Tillandsia circinata 140
Tillandsia cyanea 55
Tillandsia usneoides 166, 171
Tolypocladium inflatum 256
Tortula ruraliformis 196
Tradescantia 55
Trapa natans 164
Trentepohlia 44
Trichoderma lignorum 79
Trichomanes speciosum 158
Trisetella gemmata 51
Triticum aestivum 233-235
Triticum baeticum 235
Triticum dicoccoides 235
Triticum durum 235
Triticum monoccoccum 235
Triticum turgidum 235
Tuber melanosporum 118-119
Tulipa gesneriana 182
Tulipa saxatilis 182
Ulva 44
Umbilicaria pustulata 116
Undaria pinnatifida 248
Uromyces pisi 100
Urtica dioica 179
Utricularia 105
Victoria regia 60
Viola cenisia 215
Viola hispida 214
Viscum album 102
Voacanga africana 256
Walchia piniformis 137
Welwitschia 36-37
Welwitschia mirabilis 36
Wolffia 24
Wolffia arrhiza 14
Wollemia nobilis 139
Woodwardia radicans 38, 173
Zamia 238
Zantedeschia 54
Zinnia 53

Les auteurs remercient leurs amis qui ont gracieusement fourni divers clichés, et notamment Marcel Lecoufle, dont la contribution a été particulièrement importante.

p. 7: © Marcel Lecoufle - p. 9: © Michel Démares - p. 11: © C. Bock - p. 12: © C. Bock - p. 14: © M. Bournérias - p. 15: © Guillaume Eyssartier - p. 16: © A. Speranza et G. L. Calzoni, université de Bologne, Italie - p. 17: © Biophoto Associates/Photo Researchers/BSIP - p. 19: © C. Bock - p. 20: © C. Bock - p. 21: © Y. Lanceau/ISM - p. 22: © M. Bournérias - p. 23: © C. Bock - p. 29: © M. Bournérias - p. 30hg: © C. Bock - p. 30hd: © C. Bock - p. 30b: © M. Bournérias - p. 31hg: © Benoît Bock - p. 31hd: © C. Bock - p. 31b: © C. Bock - p. 34: © M. Bournérias - p. 35: © C. Bock - p. 36: © C. Bock - p. 36bd: © www.geo.at - p. 37: © C. Bock - p. 38: © C. Bock - p. 40: © C. Bock - p. 41: © M. Bournérias - p. 42h: © M. Bournérias - p. 42m et b: © C. Bock - p. 43: © C. Bock - p. 46: © M. Bournérias - p. 47: © C. Bock - p. 48a, b et d: © C. Bock - p. 48c: © M. Bournérias - p. 49hg: © M. Bournérias - p. 49hd: © C. Bock - p. 49bg: © Laurent Berger - p. 49bd: © M. Bournérias - p. 50h: © M. Bournérias - p. 50b: © C. Bock - p. 51a: © M. Bourdon - p. 51b, c et d: © Marcel Lecoufle - p. 53h et md: © M. Bournérias - p. 53 mg et b: © C. Bock - p. 54h: © C. Bock - p. 54b: © M. Bournérias - p. 55h: © Marcel Lecoufle - p. 55bg et bd: © M. Bournérias - p. 56h et bg: © M. Bournérias - p. 56bd: © Pierre Quentin - p. 57h: © C. Bock - p. 57b: © M. Bournérias - p. 59: © C. Bock - p. 60: © C. Bock - p. 61: © M. Bournérias - p. 62: © C. Bock - p. 63: © C. Bock - p. 64: © Laboratoire de géologie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris - p. 65: © C. Bock - p. 66hg et bg: © C. Bock - p. 66hd: © M. Bournérias - p. 67: © Paul Pedotti - p. 68h: © Nuridsany et Pérennou - p. 68b: © Laurent Berger - p. 69: © C. Bock - p. 70h: © Laurent Berger - p. 70b: © Pierre Lebas - p. 72: © C. Bock - p. 73: © M. Bournérias - p. 75: © M. Bournérias - p. 77: © G. Bernard/NHPA/Cosmos - p. 78: © C. Bock - p. 80: © C. Bock - p. 81: © Nasa/JSC - p. 83: © J.-C. Révy/ISM - p. 84: © C. Bock - p. 85: © Jean-Michel Noël Walter - p. 87: © M. Bournérias - p. 88: © A. Speranza et G. L. Calzoni, université de Bologne, Italie - p. 89: © Jean-Michel Hervouet - p. 90: © M. Bournérias - p. 91: © M. Bournérias - p. 92: © D. Codron - p. 94h et bg: © C. Bock - p. 94bd: © M. Bournérias - p. 95: © Guillaume Eyssartier - p. 96: © Guillaume Eyssartier - p. 97: © INRA/J.-C. Cayrol - p. 98h et m: © C. Bock - p. 98b: © M. Bournérias - p. 99: © INRA/J. Niore - p. 100: © C. Bock - p. 101g et hd: © M. Bournérias - p. 101bd: © C. Bock - p. 102h: © C. Bock - p. 102b: © M. Bournérias - p. 103h: © Jean-Michel Hervouet - p. 103mg: © C. Bock - p. 103md: © M. Bournérias - p. 104g: © C. Bock - p. 104d: © M. Bournérias - p. 106g: © C. Bock - p. 106d: © M. Bournérias - p. 107h: © Marcel Lecoufle - p. 107b: © M. Bournérias - p. 108-109-110-111: © Marcel Lecoufle - p. 112: © C. Bock - p. 113: © M. Bournérias - p. 114: © F. Melki - p. 115: © M. Bournérias - p. 116h: © M. Bournérias - p. 116b: © C. Bock - p. 117: © C. Bock - p. 118h: © M. Bournérias - p. 118b: © C. Bock - p. 120: © M. Bournérias - p. 121hg et b: © C. Bock - p. 121hd: © M. Bournérias - p. 123g: © C. Bock - p. 123d: © Rod Peakall - p. 124: © Pierre Lebas - p. 125: © SFO - p. 126: © Marc-André Seloisse - p. 127h: © M. Bournérias - p. 127b: © Jean-Michel Noël Walter - p. 128: © C. Bock - p. 131: © C. Bock - p. 133: © M. Bournérias - p. 135: © C. Bock - p. 136: © A. Bénétteau, 2006 (www.paleospot.com) - p. 137: © C. Bock - p. 138: © M. Bournérias - p. 139g: © C. Blais - p. 139d: © C. Bock - p. 140: © Marcel Lecoufle - p. 141: © A. Bénétteau, 2006 (www.paleospot.com) - p. 142: © C. Bock - p. 143: © Pierre Bertaux - p. 144: © C. Bock - p. 145: © M. Bournérias - p. 147: © M. Bournérias - p. 148h: © M. Bournérias - p. 148b: © C. Bock - p. 149h: © M. Bournérias - p. 149b: © G. Arnal - p. 150: © M. Bournérias - p. 151h: © C. Bock - p. 152h et m: © M. Bournérias - p. 152b: © Victor Bournérias - p. 153hg et bd: © M. Bournérias - p. 153hm: © D. Halleux/Bios - p. 153b: © A. Meinesz - p. 154: © M. Bournérias - p. 156: © C. Bock - p. 157: © J. Bournérias - p. 158g: © D. Tyteca - p. 158d: © François Séité - p. 159: © G. Bonnier - p. 161a, b, c, d et f: © C. Bock - p. 161e: © M. Bournérias - p. 162: © M. Bournérias - p. 163h: © C. Bock - p. 163b: © Hubert & Klein/Bios - p. 164: © C. Bock - p. 165: © M. Bournérias - p. 166: © M. Bournérias - p. 168: © C. Bock - p. 169: © Michel Viard/Horizon - p. 171h: © M. Bournérias - p. 171b: © Marcel Lecoufle - p. 172: © M. Bournérias - p. 173: © C. Bock - p. 174: © M. Bournérias - p. 175: © C. Bock - p. 176: © M. Bournérias - p. 177: © M. Bournérias - p. 179: © M. Bournérias - p. 180: © C. Bock - p. 184: © M. Bournérias - p. 185: © M. Bournérias - p. 186h: © M. Bournérias - p. 186b: © Dani, Jeske/Bios - p. 187hg et md: © C. Bock - p. 187hd, mg et b: © M. Bournérias - p. 188: © M. Bournérias - p. 190: © M. Bournérias - p. 191hg et hd: © C. Bock - p. 191b: © M. Bournérias - p. 193: © C. Bock - p. 194: © M. Bournérias - p. 195: © Edmond Diemer - p. 196: © C. Bock - p. 197: © C. Bock - p. 198h: © G. et P. Pedotti - p. 198bg: © M. Bournérias - p. 198bd: © C. Bock - p. 199g: © C. et J.-M. Hervouet - p. 199d: © M. Bournérias - p. 200: © C. Bock - p. 201: © M. Bournérias - p. 202: © A. Speranza et G. L. Calzoni, université de Bologne, Italie - p. 203-204-205-206: © M. Bournérias - p. 209a, b, c, d et f: © M. Bournérias - p. 209e: © Benoît Bock - p. 211: © C. Bock - p. 213hg et hd: © M. Bournérias - p. 213bg et bd: © C. Bock - p. 214h et bg: © M. Bournérias - p. 214bd: © C. Bock - p. 215hg, m et d: © M. Bournérias - p. 215b: © C. Bock - p. 216hg et hd: © M. Bournérias - p. 216bg et bd: © C. Bock - p. 217: © M. Bournérias - p. 219h: © C. Bock - p. 219bg, bm et bd: © M. Bournérias - p. 221: © M. Bournérias - p. 222: © M. Bournérias - p. 223: © M. Bournérias - p. 224: © C. Bock - p. 226: © C. Bock - p. 227h: © M. Bournérias - p. 227b: © C. Bock - p. 228: © M. Bournérias - p. 230: © M. Bournérias - p. 231: © Marcel Lecoufle - p. 233: © C. Bock - p. 234g: © M. Bournérias - p. 234hd et md: © Rémy Prelli - p. 237: © M. Bournérias - p. 239: © Marcel Lecoufle - p. 241: © M. Bournérias

- p. 242 : © C. Bock - p. 245 : © C. Bock - p. 246 : © C. Bock - p. 247hg : © M. Bournérias - p. 247hd : © C. Bock - p. 248 : © C. Bock - p. 249 : © M. Bournérias - p. 250hg : © Jean-Michel Noël Walter - p. 250bg : © M. Bournérias - p. 250bd : © François Bournérias - p. 251 : fig. 7a in « Cellulose-Glucuronoxylans and Plant Cell Wall Structure », D. Reis, B. Vian et J.-C. Roland, *Micron* 25 : 171-187 © 1994 Elsevier Science Ltd - p. 252hg : © Benoît Bock - p. 252hd : © C. Bock - p. 252md : © GEIE Tunnel du Mont-Blanc 2002-2005 - p. 252b : © C. Bock - p. 253 : © M. Bournérias - p. 254g : © Paul Pedotti - p. 254hd et bd : © M. Bournérias - p. 255 : © M. Bournérias - p. 257a : © C. Bock - p. 257b et c : © M. Bournérias - p. 258m : © C. Bock - p. 258b : © M. Bournérias - p. 259 : © Michel Viard/Horizon - p. 260 : © Yves Lefèvre/Bios - p. 265 : © C. Bock - p. 267 : © C. Bock - p. 268 : © M. Bournérias - p. 269h et b : © Marcel Lecoufle - p. 270h et bg : © M. Bournérias - p. 270bd : © Janine Bournérias - p. 271 : © M. Bournérias - p. 272 : © M. Bournérias.

Dessins et schémas : L. Blondel / Corédoc, D. Visset (pp. 26-27), G. Bosquet (p. 117), A. Bénétiau (p. 136 et p. 141).



Le génie des végétaux

Des conquérants fragiles

Créateurs de notre atmosphère voici plus de trois milliards d'années, garants de la survie du monde animal et de nos civilisations, les végétaux ne sont-ils pas les « bons génies » dispensateurs de bienfaits sur notre planète ? Ce livre, écrit par deux botanistes réputés, vise à rappeler quelques aspects du rôle primordial des plantes, et à esquisser les processus évolutifs qui leur ont permis la conquête de la majeure partie de notre planète.

La réussite des végétaux tient à leur prodigieuse diversité, à leur admirable harmonie fonctionnelle et à leur formidable pouvoir de synthèse. Mais ces êtres d'une opiniâtre activité évolutive sont, en dépit des apparences, fragiles et menacés par l'Homme, à la puissance sans limite, qui use et abuse, de façon trop souvent irréfléchie, des multiples opportunités que lui offrent généreusement les plantes.

«Un texte clair et précis, des illustrations belles et riches d'enseignements séduiront le lecteur et l'aideront à comprendre la plante: il apprendra à y voir non un décor, mais l'élément actif essentiel qui permet à notre Terre d'être vivante et de le rester.»

Aline Raynal-Roques

Marcel Bournérias a enseigné la biologie et l'écologie végétale aux Écoles normales supérieures de Fontenay et Saint-Cloud. Il est l'auteur, avec Gérard Arnal et Christian Bock, du *Guide des groupements végétaux de la région parisienne* (Belin, 2001).

Christian Bock est enseignant à l'université Paris-sud (préparation à l'agrégation de SVT). Il a également écrit *Les arbres* (Liber, 2002).